

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA CROISSANCE DE *BETULA GLANDULOSA*
EN MILIEU SUBARCTIQUE À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
MARILIE TRUDEL

JANVIER 2020

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*« L'eau courante ne reflète rien,
il n'y a que dans l'eau calme
que nous voyons notre reflet. »*

Proverbe taoïste

REMERCIEMENTS

Assise devant mon ordinateur, je me berce sur la musique de Ludovico Einaudi. Cela me replonge dans mes songes et je réalise à quel point ce projet a été une belle épopée. Plusieurs alliés ont partagé ma route et m'ont permis d'en sortir plus grande. Une magnifique aventure qui a débuté avec la rencontre du Dre Esther Lévesque lors d'un stage en écologie terrestre. Sans elle, rien de tout cela n'aurait été possible. Certes, elle m'a donné accès à la réalisation d'un rêve soit la découverte d'un vaste territoire sauvage : le Nord. Mais au-delà de ça, elle m'a ouvert son cœur et supportée tout au long de ce périple. Je pense aussi à Dr Stéphane Boudreau, mon co-directeur, Dr Paul Grogan et Dr Vincent Maire qui m'ont aidé à forger mon esprit d'observatrice et de réflexion.

Beaucoup de personnes ont embarqué dans mon navire pendant cette aventure. Je ne pourrais pas tous vous les nommer. Je pense entre autres à tous les membres du laboratoire d'écologie végétale pour votre patience, votre support, et votre amour autour d'une tasse de thé. Merci d'avoir embarqué dans ce projet farfelu de mesurer soigneusement 6 km de branches cm par cm pendant une année entière. Merci Hugo Tremblay, Laurence Greffard, Alexandre Bérubé, Catherine Jarry et Guillaume Rheault. Vous êtes des personnes formidables avec qui j'ai partagé des moments mémorables.

Le cœur de cette aventure s'est déroulé dans la magnifique communauté d'Umiujaq (Nunavik). Merci à toute la communauté de m'avoir accueillie et supporté tant à la municipalité, à l'aéroport, au garage, à l'école, à la coop. Merci de me rappeler que le mot « communauté » existe encore... J'ai fait de belles rencontres et de nouvelles amitiés qui perdurent à travers le temps et je t'en remercie Umiujaq!

Pour terminer, je ne peux passer sous le silence le support de ma famille et de ces personnes remplies d'Amour qui m'entourent et m'encouragent dans mes nombreuses aventures. C'est le cœur rempli et épanoui que je termine cette aventure. MERCI!

AVANT-PROPOS

C'est en juillet 2012 que j'ai eu la chance pour la première fois de poser mes pieds dans la toundra. Nous étions trois étudiantes qui ne se connaissaient pas. Le trajet en vanne vers Radisson nous a permis de s'approprier tranquillement en route vers un lieu étranger de tous. Et voilà, c'était le début d'une longue aventure nordique. Une expérience inoubliable qui m'a donné le goût d'en connaître davantage sur le Nord et de poursuivre cette aventure avec un projet de maîtrise.

Ce projet de maîtrise a été réalisé sous la direction de Dre Esther Lévesque de l'université du Québec à Trois-Rivières et la codirection de Dr Stéphane Boudreau de l'université Laval. L'objectif général de ce projet de recherche était de quantifier la croissance du bouleau glanduleux à l'échelle du paysage et de déterminer les principaux facteurs responsables de sa croissance.

Ce mémoire comporte trois principaux chapitres. Le premier chapitre contient une revue de littérature portant sur le projet de recherche, le second est composé d'un article scientifique rédigé en anglais et portant le titre : *Landscape-scale growth heterogeneity of Betula glandulosa in Subarctic area* et finalement le troisième chapitre présente une conclusion générale sur le sujet de ce mémoire. Une annexe est aussi ajoutée à la fin de ce document et fournit de l'information supplémentaire sur la description des sites à l'étude.

RÉSUMÉ

En réponse au réchauffement climatique, des modifications structurelles de la végétation dans les écosystèmes nordiques sont observées et ont des influences majeures sur les boucles de rétroactions climatiques en altérant l'albédo, le régime des précipitations, la dégradation du pergélisol et la disponibilité en nutriments. On ignore encore comment les plantes vont répondre à ces modifications du paysage à court et à long terme. Une augmentation rapide du couvert arbustif a été rapportée en milieu subarctique au Nunavik en zone de pergélisol discontinu ainsi que dans la majeure partie du Bas-Arctique. Même s'il semble y avoir une tendance généralisée d'une augmentation de certaines espèces arbustives, la réponse à l'échelle du paysage est très hétérogène avec des secteurs qui démontrent une importante croissance d'arbustes érigés alors que d'autres n'ont pratiquement pas changé. Les composantes abiotiques (température du sol, exposition au vent, humidité de sol, hauteur du couvert nival, etc.) et biotiques (espèces présentes, diversité des microorganismes dans le sol, qualité de la litière, herbivorie, etc.) sont très variables à l'échelle du paysage ce qui influence la croissance arbustive dans le temps.

Nos principaux objectifs étaient de quantifier la croissance de *Betula glandulosa* Michx. et de déterminer les principaux facteurs qui régulent cette croissance localement à travers le paysage près d'Umiujaq (Nunavik). Cette région est affectée par la dégradation du pergélisol et subit, de manière générale, une forte croissance arbustive, dominée par le bouleau glanduleux. Les sites étudiés ont été sélectionnés pour représenter un gradient d'humidité de sol allant de sites saturés en eau à xériques.

Pour déterminer comment la variation des conditions de sol affecte la croissance de *B. glandulosa*, nous avons mesuré son taux de croissance en utilisant deux mesures complémentaires : le taux de croissance relatif et l'élongation annuelle des tiges par unité de surface. Pour évaluer la disponibilité en éléments nutritifs, nous avons utilisé des membranes qui captent les ions dans le sol permettant ainsi d'estimer la quantité d'azote inorganique soluble et le phosphore disponible dans le sol. De plus, des feuilles de *B. glandulosa* ont été récoltées avant la sénescence pour des analyses chimiques afin d'obtenir une deuxième mesure d'éléments nutritifs disponibles (C, N, P). L'humidité du sol a été mesurée périodiquement à l'aide d'une sonde à main et la température du sol aux heures à l'aide d'enregistreurs de données enfouis dans le sol pendant une année entière. Les données ont été analysées à l'aide de deux approches : modèles linéaires mixtes et équations structurelles.

Les résultats de ce projet indiquent que le taux de croissance du bouleau varie significativement entre les sites dans le paysage de 3 m/m² à plus de 80 m/m². La température du sol, la quantité d'azote dans les tissus foliaires, l'humidité du sol et l'âge des peuplements étaient les variables qui permettaient d'expliquer la croissance de cet arbuste dans cette région.

Cette grande variabilité dans le paysage des composantes édaphiques et biologiques qui interagit avec la croissance du bouleau démontrent à quel point il est important de récolter davantage de données sur terrain dans différentes régions de l'Arctique pour avoir une meilleure compréhension des phénomènes d'arbustation et de brunissement. Ces données sont essentielles pour la validation des modèles qui tentent de prédire les changements à venir dans le grand biome de l'Arctique.

Mots-clés : bouleau glanduleux, arbustation, croissance, subarctique, humidité du sol, éléments nutritifs, température du sol, paysage

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS	iv
RÉSUMÉ.....	v
LISTE DES FIGURES ET TABLEAU.....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	xi
 CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
1.1 Contexte de l'étude.....	1
1.2 Revue de la littérature : facteurs influençant la croissance arbustive dans l'Arctique.....	3
1.2.1 La température de l'air.....	3
1.2.2 Température du sol	5
1.2.3 L'humidité de sol	6
1.2.4 Éléments nutritifs.....	7
1.2.5 La décomposition.....	9
1.2.6 Influence de la fertilisation sur la croissance des arbustes décidus	11
1.2.7 Le pergélisol	12
1.2.8 Espèce à l'étude	13
1.2.9 Objectifs.....	13
 CHAPITRE II	
LANDSCAPE-SCALE GROWTH HETEROGENEITY OF <i>BETULA GLANDULOSA</i> IN SUBARCTIC AREA	16
Abstract	17
Introduction	18
Materials and methods	21
Study area	21
Site selection and characterisation.....	21
Soil analyses	22
Leaf nutrient content.....	23

Growth measurements	23
Data analysis	24
Results	25
Birch growth	27
Birch growth drivers	29
Discussion	34
Shrub-height-growth relation	34
Soil temperature (SGDD)	34
Nutrients and soil moisture	35
Conclusion	37
Acknowledgements	37
References	38
CHAPITRE III	
CONCLUSION.....	44
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	48
ANNEXE A	
DESCRIPTION DES SITES ÉTUDIÉS EN 2013 DANS LA RÉGION	
D'UMIUJAQ (NUNAVIK).....	56

LISTE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure	Page
1.1 Boucles de rétroaction engendrées par l'augmentation de la densité du couvert arbustif qui ont le potentiel de modifier les propriétés et les processus écosystémiques	2
A.1 Carte des sites à l'étude à Umiujaq, Nunavik (Canada).....	56
A.2 Variabilité saisonnière d'humidité de sol (%/vol) des 30 sites à l'étude dans la région d'Umiujaq (Nunavik)	58
A.3 Vue générale du site A dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).....	59
A.4 Image de la végétation du site B dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	60
A.5 Image de la végétation du site C dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	61
A.6 Image de la végétation du site D dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	62
A.7 Image de la végétation du site DD dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)	63
A.8 Image de la végétation du site E dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	64
A.9 Image de la végétation du site F dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	65
A.10 Image de la végétation du site G dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	66
A.11 Image de la végétation du site H dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	67
A.12 Image de la végétation du site I dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)....	68
A.13 Image de la végétation du site J dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)....	69
A.14 Image de la végétation du site K dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	70
A.15 Image de la végétation du site L dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	71
A.16 Image de la végétation du site M dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	72
A.17 Image de la végétation du site N dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	73
A.18 Image de la végétation du site O dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	74
A.19 Image de la végétation du site Q dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	75

A.20	Image de la végétation du site R dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	76
A.21	Image de la végétation du site S/Z dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)	77
A.22	Image de la végétation du site T dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)...	78
A.23	Image de la végétation du site U dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	79
A.24	Image de la végétation du site V dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	80
A.25	Image de la végétation du site W dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013)..	81
A.26	Image de la végétation du site X dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	82
A.27	Image de la végétation du site Y dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013) ..	83

Tableau

Page

A.1	Caractéristiques végétales et édaphiques des 30 sites à l'étude à Umiujaq (Nunavik)	57
-----	---	----

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

C	Carbon
HCl	Hydrochloric acid
Hum	Soil moisture (%/vol)
IEM	Ion exchange membrane
KCl	Potassium chloride
N	Nitrogen
NaHCO ₃	Sodium bicarbonate
NH ₄ ⁺	Ammonium
NSE	Annual new shoot elongations
P	Phosphorus
PO ₄ ³⁻	Phosphate
RGR	Relative growth rate
SEM	Structural equation modeling
SGDD	Soil growing degree days (above 5°C)
STC	Soil total carbon
STN	Soil total nitrogen
STP	Soil total phosphorus

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Contexte de l'étude

Au cours des 100 dernières années, la température annuelle moyenne sur la Terre a augmenté de 0,85 °C et les hautes latitudes sont les plus touchées par cette hausse (IPCC 2013). En réponse à ce réchauffement, la composition, la densité ainsi que la distribution de la végétation ont changé dans l'Arctique (Elmendorf *et al.* 2012b). Cette modification structurelle dans les écosystèmes nordiques peut avoir une influence majeure sur le climat en modifiant l'équilibre de l'énergie de surface, le régime des précipitations, la dégradation du pergélisol ainsi que la disponibilité en éléments nutritifs (Lantz *et al.* 2010, Myers-Smith *et al.* 2011).

À ce jour, beaucoup d'attention a été portée sur l'augmentation du couvert arbustif près de la limite des arbres (Sturm *et al.* 2001, Tape *et al.* 2006, Forbes *et al.* 2010). L'augmentation rapide de la hauteur, de la densité et du couvert arbustif dans ces régions a le potentiel de modifier les propriétés et les processus écosystémiques à différentes échelles (Myers-Smith *et al.* 2011). Les modifications de la captation et de l'émission du CO₂ atmosphérique et de l'albédo sont au centre des boucles de rétroaction pouvant agir à l'échelle globale en affectant le réchauffement atmosphérique (Figure 1.1). À plus petite échelle, le recrutement des arbustes peut être facilité par des perturbations écosystémiques tel que l'approfondissement de la couche active (Tape *et al.* 2012), l'augmentation des feux (Tollefson 2007), de même que par les activités humaines et animales (Forbes *et al.* 2001, Barrio *et al.* 2016) (Figure 1.1). De ce fait, ces types de perturbation pourraient faciliter ou nuire à l'implantation de nouveaux individus et ainsi affecter le phénomène d'arbustation. Une croissance accrue des arbustes érigés par exemple, peut favoriser la captation de neige en période hivernale (Paradis *et al.* 2016) et augmenter l'effet d'ombrage au sol en période estivale (Frost *et al.* 2018). Ainsi, les arbustes peuvent

interagir et modifier les composantes de leur environnement à une échelle plus locale en altérant les composantes thermiques, hydrologiques et chimiques du sol (Pelletier *et al.* 2018) (Figure 1.1).

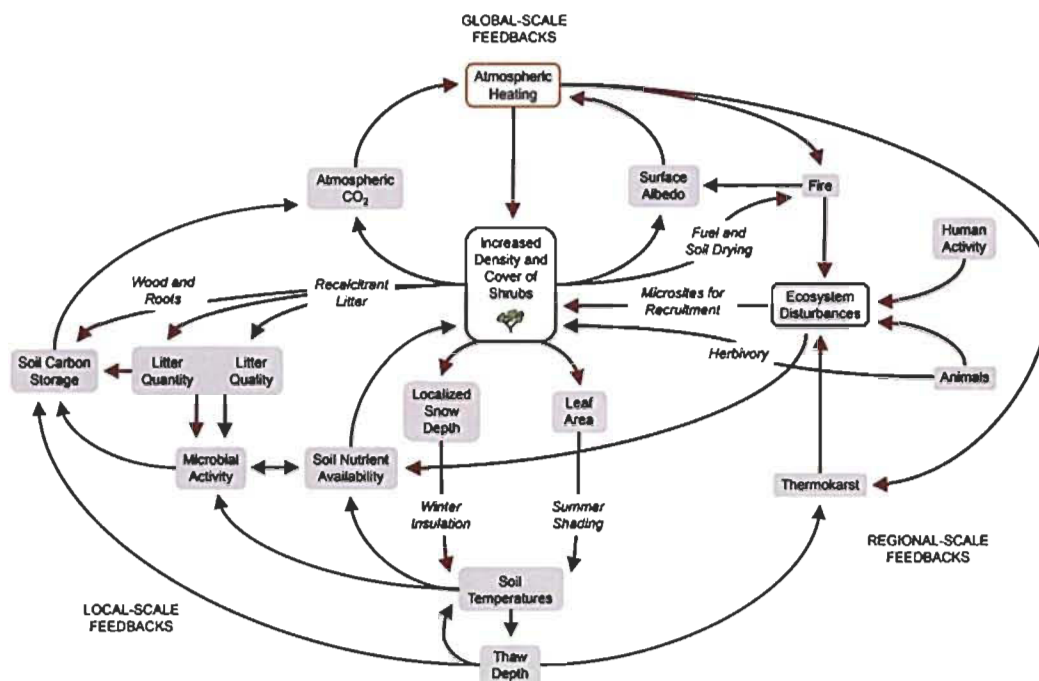


Figure 1.1 Boucles de rétroaction engendrées par l'augmentation de la densité du couvert arbustif qui ont le potentiel de modifier les propriétés et les processus écosystémiques. Les flèches rouges indiquent les relations positives et les flèches bleues indiquent les relations négatives entre les deux facteurs; les flèches grises indiquent que les relations sont encore indéterminées (Tirée de Myers-Smith *et al.* 2011).

L'augmentation du couvert arbustif a été documenté en milieu subarctique au Nunavik (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al.* 2012, Provencher-Nolet *et al.* 2014, Pelletier *et al.* 2018). Malgré le caractère généralisé de ce phénomène, certaines régions semblent montrer une plus grande augmentation du couvert alors que d'autres ont peu changé (Provencher-Nolet *et al.* 2014). Cette recherche étudiera cette variabilité de la croissance arbustive en lien avec les composantes du paysage en prenant en considération les variables locales de l'environnement telles que l'humidité du sol, la température et la disponibilité des éléments nutritifs.

1.2 Revue de la littérature : facteurs influençant la croissance arbustive dans l'Arctique

L'Arctique connaît des changements majeurs tels que la fonte de la calotte polaire et l'augmentation des températures de l'air qui affectent tous les écosystèmes et en réponse à ces changements, certaines régions arctiques et subarctiques montrent une augmentation rapide de la croissance végétale (Tape *et al.* 2006, Elmendorf *et al.* 2012a, Pearson *et al.* 2013, Myers-Smith *et al.* 2015). Au cours des trois dernières décennies, Epstein et ses collaborateurs (2012) ont étudié par télédétection 13 sites à travers le biome arctique et ont noté une augmentation de 19,8 % de la biomasse aérienne, associée dans la majorité des cas avec les régions bioclimatiques C, D, et E de la carte de végétation circumpolaire Arctique (Walker *et al.* 2005). Ces trois grandes zones sont associées à la présence d'espèces arbustives allant de toundra arbustive arctique (C) à la toundra subarctique (E). Les arbustes et les graminées montrent la plus grande réponse aux changements climatiques présentement observés dans la toundra (Walker *et al.* 2006, Elmendorf *et al.* 2012a).

La croissance des plantes dans les hautes latitudes est généralement limitée par une courte saison de croissance et une faible disponibilité en nutriments (Shaver and Chapin 1980, Chapin and Kedrowski 1983, Zamin and Grogan 2012). Les principaux facteurs ayant le potentiel d'influencer la croissance des arbustes tels que la température, les précipitations et la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol sont présentés ci-après.

1.2.1 La température de l'air

Au cours des dernières décennies, la durée de la saison de croissance dans les hautes latitudes ($> 60^{\circ}\text{N}$) a augmenté (Zeng *et al.* 2011, Xu *et al.* 2013). Zeng *et al.* (2011) ont noté que l'augmentation de la saison de croissance était principalement due à un début plus rapide au printemps (environ 4,7 jours/décennie) et à une fin légèrement plus tardive à l'automne (1,6 jours par décennie) depuis 1982. Des résultats similaires ont été obtenus par Xu *et al.* (2013) montrant une augmentation (> 3 jours/décennie) dans la majorité de

l'Arctique depuis les années 80. Selon Linderholm (2006), la saison de croissance a augmenté de 12 jours en Amérique du Nord entre les latitudes 40°N et 70°N de 1981 à 1999. D'autre part, Myers-Smith *et al.* (2019) ont récemment noté, après un suivi à long terme de 18 ans à l'île Herschel (Canada), que la phénologie printanière était avancée de 9 jours/décennie mais que la longueur de la saison de croissance réelle n'avait augmenté que de 2 jours/décennie puisque la sénescence se produisait plus tôt à l'automne.

La distribution des arbustes à l'échelle globale est généralement associée au gradient de température. Selon la carte de végétation circumpolaire Arctique de Walker *et al.* (2005), les arbustes érigés sont limités à la zone D (avec une température moyenne en juillet de 7-9 °C) et les arbustes de grande taille (≥ 1.5 m) sont limités à la zone E (avec une température moyenne en juillet de 9-12 °C). Ainsi, si la tendance se maintient, ces températures plus chaudes pourraient faciliter la progression des espèces arbustives érigées dans l'Arctique.

Des expériences de réchauffement dans différentes régions de l'Arctique ont évalué l'effet à court (1-3 ans) et à plus long termes (6-22 ans) de l'augmentation de la température de l'air sur la végétation (Wookey *et al.* 1993, Chapin *et al.* 1995). Les résultats de ces expériences varient considérablement selon la durée et l'emplacement des études. Chapin et Shaver (1985) ont utilisé des serres fermées pour simuler une augmentation moyenne de 5 °C de la température de l'air par rapport aux sites témoins en toundra arctique herbacée en Alaska. Après deux ans de réchauffement, une augmentation significative de la croissance des arbustes à feuilles décidues et persistantes a été observée. Une méta-analyse sur les expériences de réchauffement à travers le biome de la toundra a montré que sous l'effet d'un réchauffement modéré (1-3 °C) d'une durée variant de trois à six saisons de croissance, les plantes vasculaires ont augmenté en taille et en recouvrement principalement chez les arbustes à feuilles décidues et les graminoides comparativement à celui des cryptogames qui a diminué (Walker *et al.* 2006). Des résultats similaires ont été observés dans la région de Daring Lake (T.N.-O.) après six ans de réchauffement à l'aide de serres. Ils ont noté chez l'arbuste décidu

Betula glandulosa une augmentation de la croissance apicale moyenne 2,5 fois plus élevée que dans les sites témoins (Zamin and Grogan 2012).

Sur une plus grande échelle de temps, 22 années de réchauffement en toundra arbustive à éricacées (milieu subarctique, Abisko en Suède) ont mené à l'augmentation du couvert arbustif principalement chez trois espèces (*Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum* et *Cassiope tetragona*). Cependant, une augmentation significative de l'élongation des branches n'a été observée que chez les deux espèces à feuilles sempervirentes *E. hermaphroditum* et *C. tetragona* (Campioli *et al.* 2012). La plus faible réponse de *Betula nana* à l'augmentation de la température comparativement aux espèces à feuilles persistantes dans cette étude suggère que ces derniers peuvent être de bons compétiteurs pour la ressource dans cet écosystème.

1.2.2 Température du sol

En région subarctique, les arbustes érigés peuvent entraîner des températures de sol plus froides durant la période estivale par une plus grande interception des radiations solaires par la structure arbustive (Marsh *et al.* 2010, Myers-Smith and Hik 2013). Des données de température de sol en provenance d'Umiujaq (région subarctique) ont montré une baisse de 2° à 3 °C sous couvert arbustif comparativement au milieu ouvert à proximité pendant la période estivale (Lévesque comm. pers.). De plus, une expérience en toundra sibérienne a montré que la présence d'arbustes de grande taille réduisait l'épaisseur de la couche active de plus de 12 cm en août comparativement aux sites en milieu ouvert (Blok *et al.* 2010). Par conséquent, l'augmentation de la température de l'air attendue dans la toundra n'aura peut-être pas d'impact majeur sur dégradation du pergélisol en été sous couvert arbustif.

D'autre part, pendant l'hiver, la température du sol est principalement contrôlée par le couvert nival (Stieglitz *et al.* 2003, Paradis *et al.* 2016). La structure des arbustes agit comme une clôture à neige et altère les propriétés isolantes de la neige (Dominé *et al.* 2016). Nobrega and Grogan (2007) ont simulé l'effet d'un couvert nival plus épais

(1 m de neige comparativement à 30 cm dans les sites contrôles) sur la température du sol en toundra arbustive près de Daring Lake (T.N.-O.). Ils ont observé sous un couvert nival plus épais un taux de refroidissement plus lent après la mi-novembre. La température moyenne du sol était plus stable et jusqu'à 7 °C plus chaude durant les périodes plus froides de l'hiver. Les températures du sol étaient plus froides au printemps comparativement aux sites témoins.

1.2.3 L'humidité de sol

L'eau est une composante essentielle pour les plantes. Elle est nécessaire à plusieurs processus physiologiques comme par exemple : la photosynthèse, le transport de la sève ou la turgescence des cellules. Indirectement, dans le sol l'eau facilite le transport des nutriments jusqu'à la plante. Et avec sa polarité, l'eau peut transporter des charges positives et négatives (Jones 2012).

À ce jour, l'impact de l'humidité du sol sur la croissance arbustive a été très peu étudié dans les écosystèmes nordiques. Les composantes des sols arctiques comme les sols des autres régions du monde varient grandement d'un endroit à un autre que ce soit par la présence ou absence de pergélisol, la variabilité de la texture de la matrice du sol (argileux, limoneux, sablonneux), les composantes organiques du sol ou la composition végétale, etc.) (Loveland 2011). De ce fait, la réponse de la végétation face à une modification du régime hydrique ne sera pas la même d'un endroit à l'autre (à petite ou à grande échelle). Une étude menée au Groenland par Gamm *et al.* (2018) a montré qu'une augmentation de la sécheresse du sol affectait négativement la croissance de *B. nana*, alors que dans d'autres régions une plus grande humidité du sol combinée avec des températures plus chaudes favorisaient la croissance des arbustes érigés (Ropars *et al.* 2017, Bjorkman *et al.* 2018).

Chapin et ses collaborateurs (1988) ont comparé la productivité de la végétation dans des zones où il y avait de l'écoulement d'eau et en périphérie. La productivité était 2,4 fois plus élevée dans les zones où il y avait de l'écoulement d'eau puisqu'il y avait un

recyclage plus rapide de l'azote et du phosphore (Chapin *et al.* 1988). Ces résultats suggèrent que dépendamment des conditions, un sol saturé en eau peut limiter ou augmenter la disponibilité en nutriments dans l'environnement.

L'eau est aussi importante pour les organismes qui vivent dans le sol. Généralement, les sols saturés en eau ou très secs ont une influence négative sur la décomposition de la matière organique. En toundra arctique humide (Alaska), une augmentation de l'humidité du sol (bien drainé à saturé en eau) a réduit la respiration du sol de 50 à 75 % (Shaver *et al.* 2006). Cependant, même si la saturation du sol ralentit la décomposition de la matière organique, l'écoulement de l'eau permet la mobilité des éléments nutritifs dans le sol et facilite ainsi leur assimilation par les plantes (Rastetter *et al.* 2004). Les modèles climatiques prévoient que les précipitations dans les écosystèmes nordiques devraient augmenter avec les changements climatiques (Bintanja 2018). Robinson et ses collaborateurs (1995) ont évalué l'impact d'une augmentation de 50 % des précipitations en période estivale en toundra arbustive à éricacées en milieu subarctique. Ils n'ont observé aucun effet sur l'humidité du sol comparativement aux sites témoins mais ils ont noté une augmentation de la décomposition dans les sites qui ont subi l'arrosage. De ce fait, ces résultats suggèrent que l'augmentation des précipitations estivales n'aura peut-être pas une grande influence sur l'humidité du sol directement mais pourrait faciliter la décomposition de la matière organique.

1.2.4 Éléments nutritifs

L'azote (N) et le phosphore (P) sont des macronutriments essentiels au fonctionnement des plantes. L'azote provient en grande partie de l'atmosphère sous forme gazeuse et doit être transformé en nitrate et en ammoniacque par les microorganismes dans le sol avant de devenir assimilable par les plantes (Jones 2012). Le phosphore provient de la matrice minérale du sol et la majorité du P assimilé par les plantes est relocalisé dans la plante lors de la sénescence limitant ainsi la quantité de phosphore dans la litière. De ce fait, un sol minéral sera généralement initialement limité en azote et avec le temps, le phosphore deviendra limitant (Walker and Syers 1976, Vitousek 2004).

Les sols de l'Arctique sont généralement très pauvres en éléments nutritifs et les plantes de ces écosystèmes sont bien adaptées à une faible disponibilité en nutriments (Shaver and Chapin 1980). La disponibilité en nutriments est principalement contrôlée par les conditions locales du milieu (ex : température du sol (Robinson 2002), qualité de la litière (Singh and Gupta 1977), humidité du sol (Shaver *et al.* 2006)) qui peuvent avoir une influence directe sur la croissance arbustive (Hollesen *et al.* 2015) mais aussi indirecte en favorisant l'activité des microorganismes présents dans le sol (Holding *et al.* 1973, Sundqvist *et al.* 2011). Il est important de comprendre que ces conditions de sol peuvent varier grandement dans une région donnée (Loveland 2011). Cette disponibilité en éléments nutritifs devrait augmenter sous des conditions climatiques plus chaudes à la suite de l'augmentation de l'activité microbienne (Nadelhoffer *et al.* 1991, Hobbie 1996).

Il a été montré que des températures plus stables et plus chaudes en période hivernale augmentent la respiration microbienne résultant en une plus grande dégradation de la matière organique (Schimel *et al.* 2004, Nobrega and Grogan 2007, Buckeridge and Grogan 2010). Sous un couvert nival plus épais et dans des parcelles témoins, Buckeridge and Grogan (2010) ont observé un plus grand relâchement des éléments nutritifs pendant la fin de la période hivernale et un déclin rapide des nutriments et des microorganismes juste après la période de fonte de la neige. Même si le relargage des nutriments était légèrement plus élevé sous le couvert de neige le plus épais, il y avait tout de même un relargage de nutriments significatif dans les parcelles de toundra non manipulées. La principale différence se traduisait par le moment du relargage des nutriments qui avait lieu un mois plus tard (lié au moment de la fonte) lorsque le couvert nival était plus épais. Les dates de ce relargage de nutriments ont une influence sur la disponibilité en nutriment pour l'assimilation par les plantes pendant la fin du printemps. Larsen et ses collaborateurs (2012) ont évalué à quel moment les différents groupes fonctionnels de plantes étaient capables de commencer à assimiler de l'azote après l'hiver. Les arbustes à feuilles persistantes étaient les premiers à assimiler l'azote dix jours après la fonte de la neige entre le début d'avril et le mois de mai tandis que les arbustes à feuilles décidues ont commencé à assimiler l'azote seulement au début du mois de mai. Ces résultats suggèrent que les arbustes à feuilles persistantes pourraient être en mesure de tirer avantage du

relargage des nutriments au printemps contrairement aux arbustes décidus qui dépendent plus de l'activité microbienne après la fonte de la neige pour l'assimilation de l'azote.

1.2.5 La décomposition

Robinson (2002) définit la décomposition comme la somme des processus physiques, chimiques et biologiques qui se produit dans la matière organique morte, qui entraîne la réduction de la taille des particules organiques et transforme les composés organiques en composés inorganiques. Les communautés de microorganismes dans le sol sont essentielles pour la minéralisation (dernière étape de la décomposition) du carbone et de l'azote. Toutefois, en plus de décomposer la matière organique, les microorganismes utilisent les éléments nutritifs présents dans la solution du sol et entrent ainsi en compétition avec les plantes (Foth and Turk 1972).

Dans les hautes latitudes, la minéralisation est principalement limitée par les faibles températures, la faible quantité de matières organiques dans le sol et la faible concentration des éléments nutritifs dans la litière des plantes (Robinson 2002, Aerts *et al.* 2006). Les constituants physiques et chimiques des feuilles des plantes ont une influence directe sur leur taux de décomposition (Singh and Gupta 1977, Robinson 2002, Aerts *et al.* 2006). Les tissus foliaires avec une forte concentration en lignine ont tendance à ralentir les taux de décomposition (Melillo *et al.* 1982, Robinson 2002). Il a été suggéré que les composés phénoliques présents dans les tissus foliaires pourraient ralentir la décomposition et limiter la disponibilité des éléments nutritifs en inhibant la minéralisation et en stimulant l'immobilisation. Ces composés forment des complexes avec les protéines dans les tissus de la plante et dans les microorganismes qui sont difficiles à dégrader (Hattenschwiler and Vitousek 2000).

Le ratio C:N de la matière organique peut aussi jouer un rôle clé dans la décomposition de la matière organique. Le contenu en C est relativement constant dans les tissus organiques (40-50 %), alors que la proportion en N est plus variable (Foth and Turk 1972). De ce fait, le ratio C:N est une manière de représenter le contenu en N.

Une faible teneur en N dans la litière limite l'accès de l'azote aux microorganismes et ainsi réduit leur activité. Un faible ratio C:N (moins de 20) fournit suffisamment d'azote pour satisfaire les besoins des organismes dans le sol et les surplus sont relâchés sous forme d'ammoniaque qui pourra être utilisé par les plantes (Foth and Turk 1972). Shaver et Chapin (1980) ont observé une augmentation de la concentration des nutriments (N et P) dans les feuilles de deux arbustes décidus après un an d'enrichissement en N à forte concentration (25g/m²). Ceci suggère qu'une plus grande disponibilité en éléments nutritifs peut directement influencer la qualité de la litière ce qui pourrait engendrer des taux de décomposition plus élevés.

Aerts et ses collaborateurs (2006) ont observé après trois ans de fertilisation en toundra subarctique une augmentation du contenu en N dans les tissus foliaires de *Betula nana*. Ils ont aussi noté une plus grande immobilisation de l'azote dans le sol dû à une grande teneur en composés phénoliques dans les feuilles. Cependant, la présence de ces composés n'a pas affecté les taux de décomposition puisque les feuilles du bouleau nain possèdent des composés à petites molécules (le rendant plus facile à se dégrader). De ce fait, dépendamment de la quantité et du type de composés phénoliques présents dans la plante, le taux de décomposition ainsi que la disponibilité en nutriments vont varier. Une méta-analyse récente de 117 sites à travers la toundra Arctique a montré que la quantité de N présente dans les tissus foliaires diminuait dans les sites les plus chauds et secs mais augmentait dans les sites plus chauds et plus humides (Bjorkman *et al.* 2018).

Finalement, la composition chimique et physique de la litière est variable entre les différentes espèces et les différentes formes de croissance. Généralement, les arbustes à feuilles décidues et les graminoides se décomposent plus rapidement que les arbustes à feuilles persistantes, les mousses et les lichens dus à une meilleure qualité de la litière (Robinson 2002, Aerts *et al.* 2006, Dorrepaal *et al.* 2007).

1.2.6 Influence de la fertilisation sur la croissance des arbustes décidus

Les espèces de plantes répondent différemment à la fertilisation à travers la toundra (Shaver and Chapin 1980). Les arbustes à feuilles décidues ont une plus grande concentration de nutriments dans les feuilles nouvellement formées comparativement aux espèces à feuilles persistantes (AERTS 2006). C'est peut-être pourquoi les arbustes décidus comparativement aux espèces à feuilles persistantes sont plus sensibles à l'ajout de nutriments. Les arbustes décidus doivent investir à chaque printemps pour produire de nouvelles feuilles. Plusieurs manipulations expérimentales ont été réalisées afin d'évaluer les impacts d'une plus grande disponibilité en nutriments sur les plantes (Shaver and Chapin 1980, Chapin and Shaver 1985, Chapin *et al.* 1995). Une des principales conclusions de ces expérimentations est que l'ajout combiné de N et de P a le plus d'influence sur la croissance des arbustes décidus incluant un plus grand nombre de nouvelles tiges, plus de feuilles et une plus grande élongation.

Shaver et Chapin (1980) ont étudié la réponse de diverses plantes suite à une année de fertilisation en toundra arctique à touradons (Alaska). Ils ont observé qu'un ajout d'azote de forte concentration avait une influence positive sur la masse des nouvelles tiges chez *Betula nana* comparativement au traitement de phosphore qui ne montrait aucune différence avec les groupes témoins.

Sur une plus grande échelle de temps, Zamin and Grogan (2012) ont travaillé en toundra arbustive mésique à hummocks en région subarctique près de Daring Lake (Canada). Après six années de fertilisation, ils ont observé que *Betula glandulosa* était l'espèce qui répondait le plus à l'enrichissement en nutriments. Encore une fois, l'ajout combiné de N et de P a entraîné la plus forte augmentation de la biomasse des nouvelles tiges chez le bouleau glanduleux (neuf fois plus que les contrôles). Contrairement aux résultats de Shaver et Chapin (1980), ils ont noté un effet positif de l'ajout en P après six ans de fertilisation sur la productivité des tiges de *Betula glandulosa*. Ces résultats à moyen terme suggèrent une co-limitation en N et P dans cette région.

Après trois ans de fertilisation en N et en P en toundra arctique à touradons (Alaska), Chapin et ses collaborateurs (1995) ont observé une augmentation de la biomasse des graminoides, des arbustes à feuilles persistantes, des mousses et des arbustes décidus. Mais après neuf ans, ces parcelles sont devenues dominées par le bouleau nain et les graminoides, les arbustes à feuilles persistantes et les plantes non-vasculaires ont diminué considérablement. Ceci suggère que les nutriments et la lumière sont les principaux agents qui contrôlent la diversité dans cet écosystème. Après 20 ans, cette expérience de fertilisation (Alaska) a mené à un changement structurel de la végétation passant de toundra à graminoides à toundra arbustive à dominance de bouleau nain (Mack *et al.* 2004). Une expérimentation comparable a été menée en toundra arbustive à éricacées en milieu subarctique en Suède, et après 22 ans de fertilisation, Campioli et ses collaborateurs (2012) ont observé une augmentation des graminoides au détriment des arbustes. Ces résultats montrent que la réponse des arbustes varie grandement en fonction des caractéristiques du site (biotiques et abiotiques) et de la durée de l'expérimentation montrant ainsi l'importance des composantes locales du milieu.

1.2.7 Le pergélisol

Le pergélisol défini comme un sol qui reste sous 0 °C pendant au moins deux ans est une composante marquante des sols de la toundra arctique (French 1987). Il peut être continu, discontinu et sporadique (Loveland 2011). L'impact de la dégradation du pergélisol sur la croissance des végétaux est variable en fonction des composantes locales de celui-ci et de son environnement. Il diffère grandement à travers le paysage tout dépendant du type de sol, de la diversité végétale, de l'humidité du sol et du couvert nival. La profondeur de la couche active (portion de sol qui dégèle pendant la saison estivale) a une incidence sur la température du sol ainsi que sur les ressources disponibles pour les plantes. Le contenu en glace du pergélisol influence la capacité thermique du sol et le temps nécessaire pour geler et dégeler un sol. De plus, lors du dégel d'un pergélisol riche en glace, l'eau peut soit s'écouler (entraînant l'affaissement de la surface) ou être retenue menant à la formation de mares. Ces mares thermokarstiques favoriseront à court terme la croissance des plantes de milieux humides et l'établissement des arbustes érigés en

pourtour. Avec le temps la mare va se drainer et deviendra une dépression favorable à l'établissement des arbustes (Yang *et al.* 2010).

1.2.8 Espèce à l'étude

Betula glandulosa (Michx.), le bouleau glanduleux, est un arbuste décidu de la forêt boréale nord-américaine qui fait partie de la famille des Bétulacées. Dépendamment des conditions environnementales, la taille de ce bouleau peut varier grandement allant d'arbuste prostré à arbuste érigé (moins de 2.5 m) (De Groot and Thomas 1997). Il se reproduit par croissance végétative et par graines. Durant les dernières décennies, *Betula glandulosa* a augmenté en abondance au Nunavik (nord du Québec) principalement en association à une augmentation de la croissance végétative (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al.* 2012, Lemay *et al.* 2018). Les bouleaux ont la capacité de former des rameaux longs et des rameaux courts qui ont le potentiel de promouvoir une croissance rapide lorsque les conditions deviennent favorables. Il a été montré que cette plasticité de développement a favorisé l'expansion du bouleau nain, *Betula nana*, en Alaska (Bret-Harte *et al.* 2001).

1.2.9 Objectifs

À ce jour, plusieurs études ont démontré l'augmentation du couvert arbustif principalement à la limite des arbres (écotone), dans le nord du Québec (Nunavik) (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al.* 2012, Ropars *et al.* 2014, Lemay *et al.* 2018, Pelletier *et al.* 2018). Ce secteur a subi d'importants changements (physiques et biologiques) tels que la modification de la structure végétale et la dégradation du pergélisol. La strate arbustive de la région d'Umiujaq a augmenté rapidement au cours des 20 dernières années (Provencher-Nolet *et al.* 2014). Même si ce phénomène semble grandement généralisé dans ce secteur du Nord du Québec, certains sites n'ont pratiquement pas changé au cours des deux dernières décennies. C'est dans ce contexte d'étude que s'insère ce projet de maîtrise.

L'objectif général de ce projet était d'évaluer le taux de croissance de *Betula glandulosa* Michx. dans l'hétérogénéité du paysage près de la limite des arbres au nord du Québec.

De cet objectif général découle deux sous-objectifs :

1. Quantifier la croissance de *Betula glandulosa* Michx. à travers l'hétérogénéité du paysage près de la limite des arbres.
2. Déterminer les principaux facteurs qui régulent la croissance de *Betula glandulosa* Michx. à l'échelle du paysage dans ce secteur.

Hypothèses :

- 1.1 L'humidité du sol influence le taux de croissance de *Betula glandulosa*.

P1 : La croissance du bouleau glanduleux sera maximale sur des sols mésiques.

P2 : La croissance du bouleau glanduleux sera plus faible sur un sol sec.

P3 : La croissance du bouleau glanduleux sera plus faible sur un sol saturé en eau.

- 1.2 La température du sol influence le taux de croissance de *Betula glandulosa*.

P4 : La croissance de *B. glandulosa* sera plus grande dans des sites avec des températures de sol plus chaudes.

- 1.3 La hauteur et la densité du couvert arbustif influencent le taux de croissance de *B. glandulosa*.

P5 : Les sites de bas couverts et de faible densité auront une plus faible croissance à cause des conditions abiotiques limitantes.

P6 : Les sites de hauts couverts et de haute densité auront des taux de croissance plus faible à cause des condition biotiques comme la compétition et le vieillissement des tissus de la plante elle-même.

P7 : La croissance de *B. glandulosa* sera plus grande (maximale) dans les sites avec une hauteur de couvert moyenne et une densité moyenne.

1.4 La disponibilité en éléments nutritifs dans le sol aura une influence sur la croissance de *B. glandulosa*.

P8 : Une plus grande quantité d'ammonium et de phosphate dans le sol favoriseront la croissance de *B. glandulosa*.

P9 : Le phosphate aura un effet plus grand que l'ammonium sur la croissance de *B. glandulosa*.

P10 : Un ratio ammonium/phosphate élevé dans le sol limitera la croissance de *B. glandulosa*.

CHAPITRE II

LANDSCAPE-SCALE GROWTH HETEROGENEITY OF *BETULA GLANDULOSA* IN SUBARCTIC AREA

Manuscrit en attente de soumission à la revue scientifique *Arctic Science*.

Marilie **Trudel**^{1,4}, S. **Boudreau**^{2,4}, P. **Grogan**³ and E. **Lévesque**^{1,4,*}

¹ Département de sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières,
Trois-Rivières, Québec, G9A 5H7

² Département de biologie, Université Laval, Québec, Québec, G1V 0A6

³ Department of Biology, Queen's University, Kingston, Ontario, K7L 3N6

⁴ Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, G1V 0A6

* Corresponding author:

e-mail: Esther.Levesque@uqtr.ca

Tel: 819-376-5011 poste 3351

Abstract

Shrub cover has increased in many subarctic areas underlain by discontinuous permafrost in Nunavik, as well as across much of the Low Arctic. The response in shrub growth is very heterogeneous at the landscape scale with some areas showing a great increase while others have hardly changed. Our main objective was to assess the growth of *Betula glandulosa* Michx. along a soil moisture gradient across the landscape near Umiujaq (Nunavik, Canada).

We evaluated the growth rate of *Betula glandulosa* using two measurements: annual stem elongation per unit of ground area, and relative growth rate. Thirty sites were selected along gradients of soil moisture (wet to dry), birch height (10 to 130 cm) and shrub cover (10-100%). Minimal age of birch per site was measured by dendrology at the base of the five branches that were used to calculate the relative growth rate. Soil nutrient availability (soluble inorganic nitrogen and phosphorus) was assessed with ion exchange membranes. Prior to senescence, birch leaves were collected for chemical analyses (total C, N, P). Soil moisture was measured during the summer and soil temperature recorded hourly over one year at 5 cm in the ground. Trends were analysed with mixed linear models and structural equation modeling.

Birch growth varied significantly among sites (from 3 m to 80 m/m²). Growth rate variation was positively correlated with the nutrient content of the foliar tissues (mostly N), soil temperature and the average canopy height of the shrub cover. The growth was negatively correlated with the soil moisture and the minimal age of the shrub cover. Overall, the growth of *B. glandulosa* varied throughout the landscape and the edaphic factors that affect its growth varied also through the space and time.

Key words: shrubification, growth, RGR, soil moisture, nutrients availability, soil temperature

Introduction

Arctic tundra is experiencing major changes (e.g. melt of ice sheets, increase air temperature, modification of the precipitation regime) affecting its ecosystems, as for instance the rapid augmentation in shrub cover in some regions in the Arctic and Subarctic (Tape *et al.* 2006, Myers-Smith *et al.* 2011, Elmendorf *et al.* 2012, Pearson *et al.* 2013). To date, shrub growth is mainly associated with warmer temperature and greater soil moisture (Ropars *et al.* 2017, Bjorkman *et al.* 2018). Even if warmer temperatures are mostly increasing the plant productivity in Northern regions (mostly tall erect shrubs), some areas such as western Greenland and Svalbard (in high Arctic) started to show a decline of plant growth (Forchhammer 2017, Gamm *et al.* 2018, Cooper *et al.* 2019). Since 2011, a new phenomenon is observed in the northern latitudes: the browning of the Arctic (Epstein *et al.* 2018, Treharne *et al.* 2019). This recent decline is mostly associated to extreme climatic events (mostly in winter), dryness, melt of the sea ice, fires and insect outbreaks. Yet, this heterogeneity of plant response is not well understood at the landscape scale.

Plant growth is mainly controlled by local conditions which differ largely throughout the landscape. For example, soil moisture, soil temperature, topography, nutrients availability, plant composition, soil texture are all factors that affect plant growth and how they will respond under current climate change (Fig. 1).

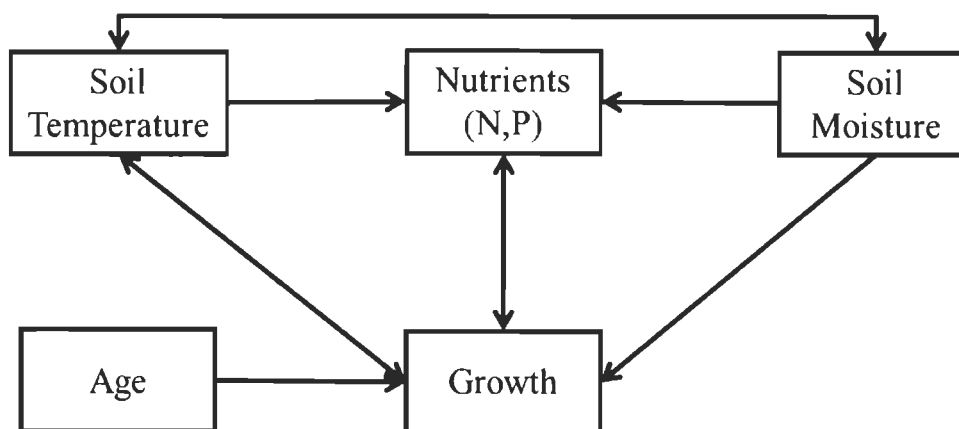


Fig. 1 Theoretical model of the interactions between the edaphic factors and the plant that can potentially affect the plant growth.

Water is an essential component of the soil since water facilitates the transport of nutrients to the plants and is part of several essential physiological processes for the plant (Jones 2012). The impact of soil moisture on shrub growth has been poorly studied in northern ecosystems. To date, in some cases, greater soil moisture promoted shrub growth under warmer temperature (Ackerman *et al.* 2017, Bjorkman *et al.* 2018) whereas in another, saturated soils tended to limit the shrub growth and even kill the shrub by root anoxia (Cooper *et al.* 2019). In Greenland, dryer soil under warmer climatic conditions led to a decrease in shrub growth (Gamm *et al.* 2018). Water is also important to the microbial community present in the soil. Generally, oversaturated soils or extremely dry soils have a negative influence on decomposition which could influence nutrient availability (Holding *et al.* 1973, Glanville *et al.* 2012). Thus, soil moisture can have both direct and indirect effects on plant growth.

Nutrient availability is mainly controlled by the activity of soil microorganisms which in turn are affected by local micro-environmental conditions (*e.g.* soil temperature (Robinson 2002), soil moisture (Shaver *et al.* 2006), litter quality (Singh and Gupta 1977)). In subarctic regions, erect shrubs can modify the thermal regime of their

environment by promoting cooler soil during the summer due to higher solar radiation interception by the shrub structure (Marsh *et al.* 2010) and warmer soil in winter with the protection by the snow cover (Paradis *et al.* 2016, Pelletier *et al.* 2018). Shrub structure acts as a snow fence allowing greater snow retention around them. Deeper snow cover increases soil insulation and provides more stable conditions for the soil microorganisms (Nobrega and Grogan 2007, Buckeridge and Grogan 2010). Higher and more stable soil temperatures promote greater soil respiration and nitrogen mineralization (Schimel *et al.* 2004, Nobrega and Grogan 2007, Buckeridge and Grogan 2010, Christiansen *et al.* 2018).

To date the importance of the shrub ground phenology on the shrubification process remains understudied even if the edaphic conditions in the fall may have an incidence on the shrub growth. Blume-Werry *et al.* (2016) studied root phenology in alpine tundra in northern Sweden on shrub and compared it to the length of the above ground phenology. They found that the growing season was 50% longer below than above ground. This suggests that the roots can remain active while the above ground biomass is shutting down. This late season production of fine roots increases the nutrient uptake and allows the plant to take advantage of these nutrient pulses.

Thus, mineralization occurs faster under deciduous shrubs and this could favour an increase of the shrub cover. This suggests that the importance of soil temperature on shrub growth could be underestimated in the process of the greening of the Arctic.

As a plant gets older and larger, the relative growth rate of the plant tends to decrease (Mark Rees *et al.* 2010). In time, the plant can limit its own growth by self-shading, tissue aging and turnover as well as by allowing resources to maintain structural components (Evans 1972). From these informations, the recent and rapid increase in shrub cover may be expected to become limited by the shrub itself independently of the environmental factors.

During the last decades, erect shrub (dominated by *Betula glandulosa*) showed great expansion in Nunavik mainly associated to an increase in vegetative growth (Ropars and

Boudreau 2012, Tremblay *et al.* 2012, Lemay *et al.* 2018). In this study, our main objective was to evaluate the growth of *Betula glandulosa* across the landscape and determine the main environmental factors that influence birch growth in subarctic western Nunavik near Umiujaq, a region highly affected by permafrost degradation and increasing birch cover (Pelletier *et al.* 2018).

Materials and methods

Study area

The study took place from June 2013 until June 2014 near Umiujaq, an Inuit community located on the east coast of the Hudson Bay, in Nunavik, subarctic Québec (56°33' N and 76°32' O). The landscape of this region, located at the forest-tundra ecotone, is characterized by exposed tundra (up to 350 m ASL) and vegetated valleys (ARK 2007), dominated by mesic shrub tundra with *Betula glandulosa* as the most common erect shrub species (Provencher-Nolet 2014). The discontinuous permafrost found in the region has experienced important degradation in response to recent warming (Payette and Delwaide 2000, Payette *et al.* 2004).

Site selection and characterisation

To test if the growth of *Betula glandulosa* vary across the landscape and how it is associated with local edaphic factors, 30 sites (> 400m²) were selected to represent three environmental gradients: soil moisture (wet to dry), birch height (10 to 130 cm) and shrub cover (10-100%). Average birch cover height was measured at ten random points in June 2013 while shrub cover was visually estimated over a 20 m x 20 m plot using the Domin-Krajina cover-abundance scale modified in eight classes ([0-1%[, [1-5%[, [5-15%[, [15-25%[, [25-50%[, [50-75%[, [75-90%[, [90-100%]). Daily mean temperatures were calculated from hourly soil surface temperature (5 cm) recorded at every site from June 2013 to June 2014 with temperature data loggers (ONSET HOBO pendant temp/light, Bourne, US). Soil temperature above 5 °C were summed up over the

year to obtain the Soil Growing Degree Days (SGDD). Soil moisture (top 10 cm) was probed at six points per site five times from June to September 2013 with a HH2 Handheld Moisture Meter using the WET sensor from Delta-T Devices Ltd (Burwell, UK).

Soil analyses

Soil samples were collected (10 cm x 10 cm x 10 cm) from the rooting zone (0 to 10 cm below the litter), dried at 60 °C until constant weight and sieved at 2 mm to remove coarse material and fine roots. Soil samples were sent to the department of forestry at Laval University for analyses. Soil texture was quantified by granulometry by the hydrometer method (Bouyoucos 1936). Soil total carbon (STC) was determined using a modified Mebius procedure as describe in Yeomans and Bremner (1988). Soil total nitrogen (STN) was obtained by the Quikchem method 13-107-06-2-D (FIA Quikchem 8500 series 2, Lachat Instruments Divison, US) and soil total phosphorus (STP) determined by spectrometry using an ICP Optima4300Dv (Perkin-Elmer inc, US).

Ion exchange membranes (IEM) from Membranes International Inc. (Ringwood, US) were used to quantify soil nutrient availability *in situ* (NH_4^+ and PO_4^{3-} flux). We used CMI-7000 to measure the ammonium availability and AMI-7001 for the phosphate availability in the soil solution. Membranes were cut into square pieces of 25 cm², cleaned and regenerated in 0.5M NaHCO_3 solution for anion and in 0.5M HCl solution for cation, following the procedure described by Carter (2007).

Five times in the season in June, July and August, membranes were buried in pairs (1 anion and 1 cation) at six random points within each site. To minimize disturbance, the soil was cut at 45° with a knife and the membranes were inserted in place with the center of the membrane at 5 cm from the soil surface. Membranes were pooled per site and recovered after 96 hours, brought to the lab where they were fully washed with demineralized water and stored frozen in plastic bags. They remained frozen until extraction in March 2014.

In the laboratory, extractions required IEM to be shaken for one hour in 1M H₂SO₄ solution for phosphate (Rathore and Tarafdar 2012) and in 1M KCl solution for ammonium (Turrión *et al.* 1999). All the solutions were then filtered and frozen until analyses. Phosphate and Ammonium concentrations were measured by colorimetric analysis with an autoanalyzer (Seal AA3, Moquon, US) (Kedrowski 1983).

Leaf nutrient content

The leaf nutrient content is a good indicator of the soil nutrient availability (Vitousek *et al.* 1995, Mo *et al.* 2015). Prior to senescence (mid-August), ca. 200 birch leaves were collected randomly throughout each site, dried for 48 hours at 60 °C and ground into powder for subsequent foliar analyses. Foliar N and C content (% of dry mass) were determined by catalytic combustion using an Elementar (vario MACRO cube, Hanau, Germany) while P was extracted by micro-Kjeldahl digestion (Parkinson and Allen 1975) and measured by colorimetry using an automated flow analysis approach (Seal AA3, Moquon, US) (Kedrowski 1983).

Growth measurements

To evaluate birch growth, we used two complementary approaches: the annual new shoot elongation (NSE) per area (m/m²) and the relative growth rate (RGR). These two growth measurements are taking into consideration only the primary growth, i.e. the axial elongation of the birch and not the radial increment.

Stem growth may be very heterogeneous within a site, we used the annual stem elongation (NSE) per unit of ground area to assess the overall growth. Birch biomass at the end of the growing season was harvested in two randomly selected 0.25 m² quadrats per sites. Total elongation (the total length of branches per unit of surface) and annual new shoot elongation (the total growth of the year by unit of surface) (based on the position of the terminal bud scar) were measured in the laboratory on all the ramifications.

For RGR, we randomly selected and cut at ground level five stems per site at the end of the growing season. The RGR was calculated with the following equation:

$$\text{Equation 1: } \text{RGR} = (\ln(x + y) - \ln(x)) / \text{time}$$

where x represents the total elongation of the stem (combining the primary and secondary axes) at the beginning of the growing season and y the total length of the annual new growth at the end of the growing season. The time interval was considered as one full growing season for all stems and did not differ among sites.

Minimal age of birch stems was estimated by dendrochronology at the base of each stem collected for RGR analyses. Samples were boiled in water for two to three hours (depending of the size) and sliced (*ca.* 15-20 μm) using a GSL1-microtome. To enhance the growth ring identification, slices were colored with safranin (1%) and dried prior to being permanently fixed on a microscope slide (Ropars *et al.* 2014). Growth rings were then counted under a microscope.

Data analysis

Birch growth variation throughout the landscape was tested on NSE and RGR with a one-way ANOVA. Data were tested to check the normality of the residuals. Subsequently, a mixed linear model approach was used to determine the main factors influencing the birch RGR with the package nlme (version 3.1-113) (Pinheiro *et al.* 2013). We used the variable “Site” as random effect and leaf nutrient content, soil moisture, summer soil temperature (SGDD), soil pH, stem age, shrub cover height, NH_4^+ flux, PO_4^{3-} flux, STN and STP as fixed effects to build the different models. Since we had only two NSE measurements per site, we used the average value and we used a linear model approach to determine the main factors influencing the NSE with the same fixed variables as above. For both growth measurements, the model selection was based on the akaike information criterion (AICc) and was made with the package AICcmodavg (version 2.00) (Mazerolle 2014). A structural equation modelling (SEM) was performed to highlight interactions between birch growth and the environmental variables using the package

Lavaan (version 0.5-17) (Rosseel 2012). By combining several models (network models), SEM provides a useful tool to see the direct and indirect links between variables and help understanding the network causal relations (Grace *et al.* 2012). A latent variable “growth” was created to combine the two growth measurements (RGR and NSE) and determine the different interactions among variables. All statistically significant effects ($P < 0.05$) are reported in the text. All statistical analyses were done using the R software version 3.0.3 (R Core Team 2014).

Results

Birch cover in the 30 sites varied from 10% to 82.5%. Other erect shrub species found at the sites had a lower cover (*Salix* spp.: 0% to 38%; *Alnus viridis* ssp. *crispa*, 0% to 10%) for a total erect shrub cover varying from 10% to 120%. Total vascular plant cover across the sites varied from 40 to 175% whereas bryophyte and lichen cover ranged from 0.5 to 82.5% and 0 to 82%, respectively, (see suppl. material S1). Sites with low erect shrub cover were generally dominated (> 50% cover) either by graminoids in the wetter sites or by lichen and prostrate shrubs such as *Vaccinium uliginosum* L., *Salix uva-ursi* Pursh, and *Empetrum nigrum* L. in dryer sites. Higher birch cover sites were generally dominated by a dense shrub cover with a continuous layer of moss underneath. Birch cover height varied from 15 to 129 cm. There was no strong relationship between birch average height and cover among site except that low cover sites had low height (< 40 cm) (Fig. 2).

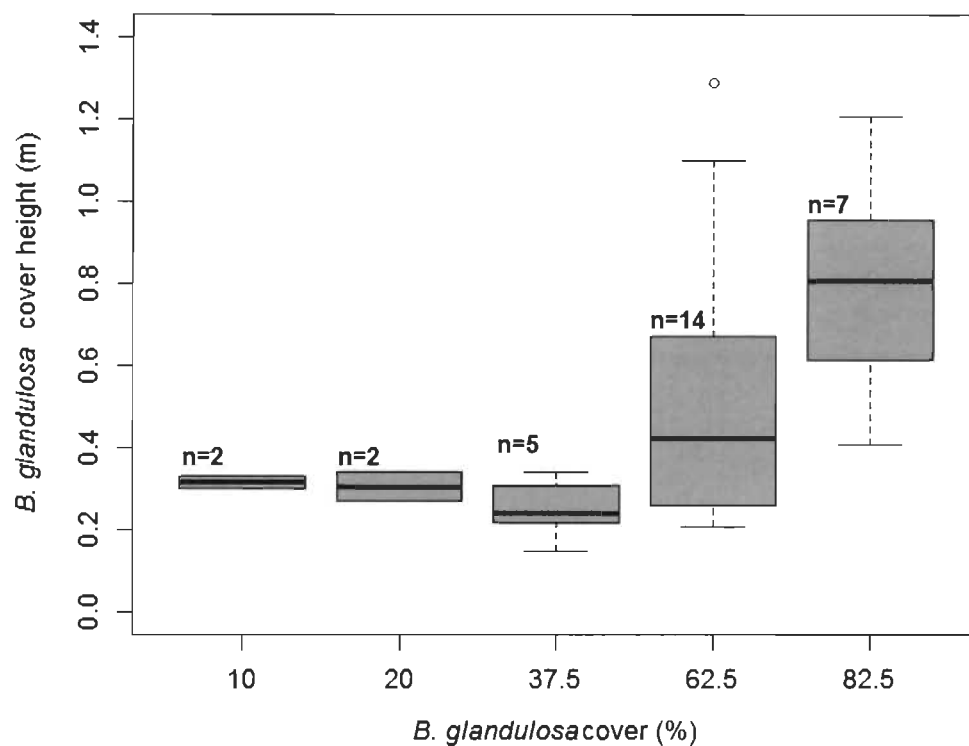


Fig. 2 Relation between the *Betula glandulosa* mean cover height (m) and the cover (%) (n = 30), July 2013, in Umuijaq (Nunavik, Canada).

Summer mean soil moisture ranged from 17% to 82% (%/vol) among sites. While soil moisture was relatively stable in some sites (less than 3%/vol between the different measurements), it was highly variable in others (more than 30%/vol between the different measurements). This intra-site variability was observed at two levels: in space (high intra date variance) and in time (high inter date variance). Greater soil moisture was generally recorded in sites with pH > 4.5 (n = 30, Fig. 3).

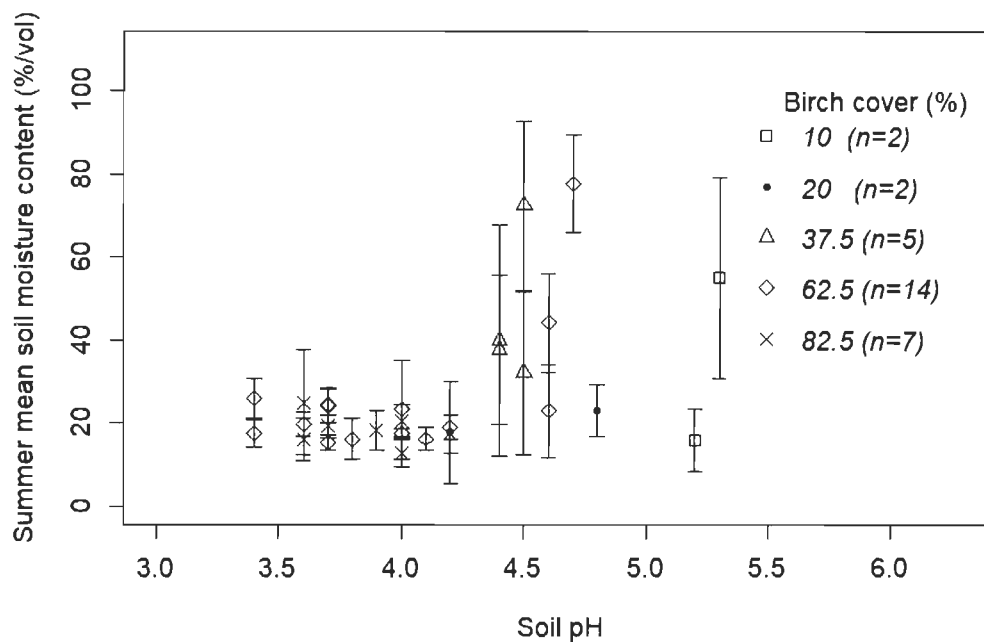


Fig. 3 Seasonal variation of the soil moisture content (%/vol) in relation to soil pH and birch cover (%) across the landscape in Umiujaq (Nunavik) during the summer 2013.

Birch growth

To quantify the growth of *B. glandulosa*, a total of 5773 m of branches were measured. Total shoot ramification (old and new stems, m/m²) per site varied from 37.5 to 436.2 m/m² ($\mu = 227.7 \pm 108.6$, $n = 30$) and the annual new shoot elongation (NSE) per unit of ground area varied from 2.5 to 80.3 m/m² ($\mu = 30.5 \text{ m/m}^2 \pm 18.1 \text{ m}$, $n = 30$). Even if taller and denser sites tended to have greater total shoot elongation (m/m²), there was a great variability among of the *B. glandulosa* cover classes (Fig. 4).

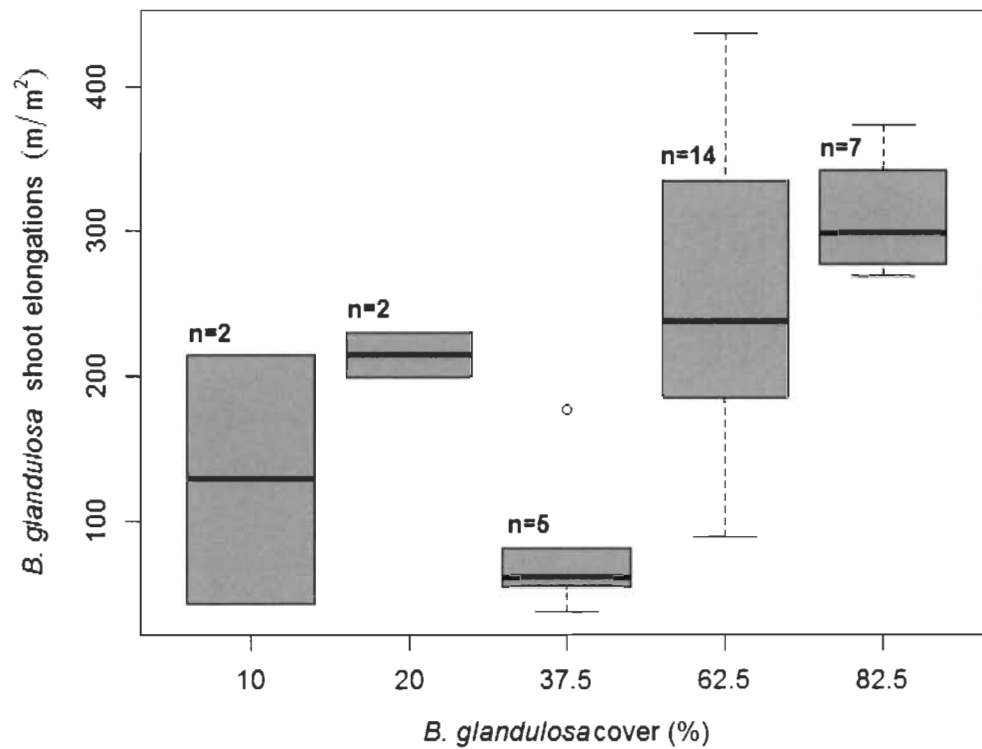


Fig. 4 Total shoot elongations (m/m^2) of *B. glandulosa* in relation to *Betula glandulosa* cover class (%) for each site at the shrub-forest ecotone in Umiujaq (Nunavik) during the summer 2013.

Stems collected for RGR determination varied greatly in their total elongation (0.2 m to 134.1 m, $\mu = 12.9 \pm 18.3$ m; $n = 149$) and in age (from 6 to 58 years). Birch growth varied significantly among sites with the mean RGR ranging from 0.03 to 0.34 (f-value: 2.9, p-value < 0.001). The two growth parameters were positively associated ($R^2 = 0.35$, p-value: 0.0003) (Fig. 5).

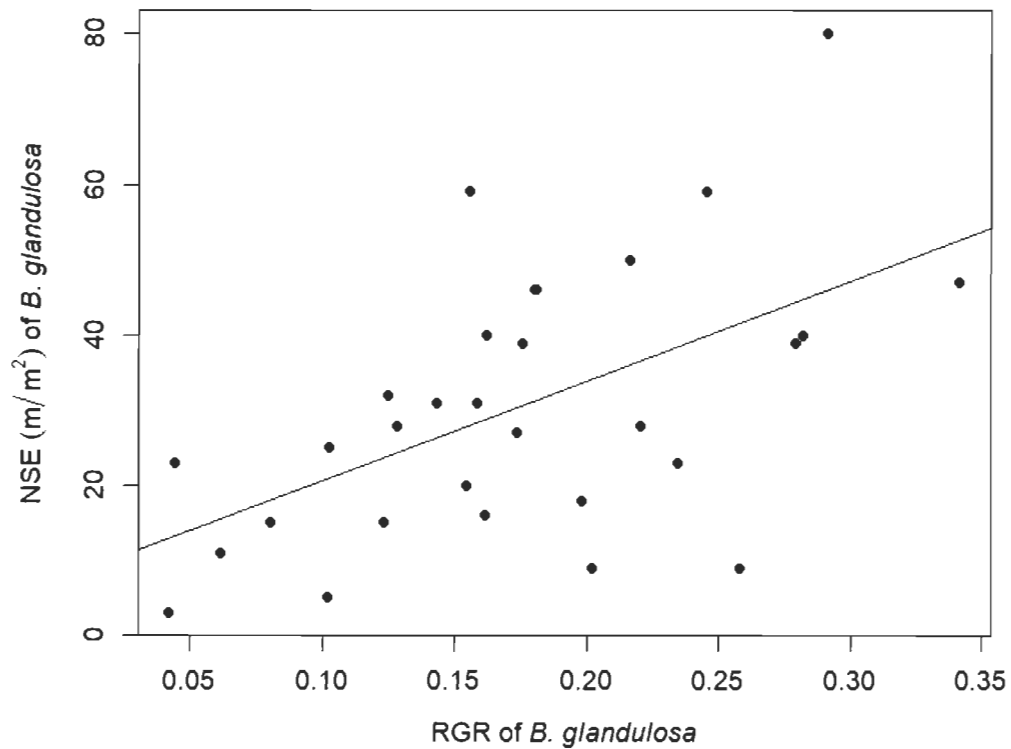


Fig. 5 Relation between the relative growth rate (RGR, mean ($n = 5$)) and the new shoot elongations (NSE, mean ($n = 2$)) of *Betula glandulosa* for the 30 sites at the limit of the treeline near Umiujaq (Nunavik).

Birch growth drivers

The mixed linear model analysis revealed that summer soil growing degree days (SGDD) (0.0003 ± 0.0001 ; t -value: 2.13, p -value: < 0.05) (Fig. 6), leaf N content (%) (0.21 ± 0.061 ; t -value: 3.41, p -value: < 0.05) (Fig. 6), soil moisture (-0.002 ± 0.0006 ; t -value: -2.989, p -value: < 0.05) (Fig. 6) and the minimal age of the shrub cover (0.005 ± 0.002 ; t -value: -3.026, p -value: < 0.05) (Fig. 6) were the four main factors influencing the birch RGR while the NSE (m/m^2) was mainly correlated with soil moisture (-0.461 ± 0.128 ; t -value: -3.589, p -value: < 0.05) (Fig. 7) and shrub cover height (0.263 ± 0.074 ; t -value: 3.544, p -value: < 0.05) (Fig. 7).

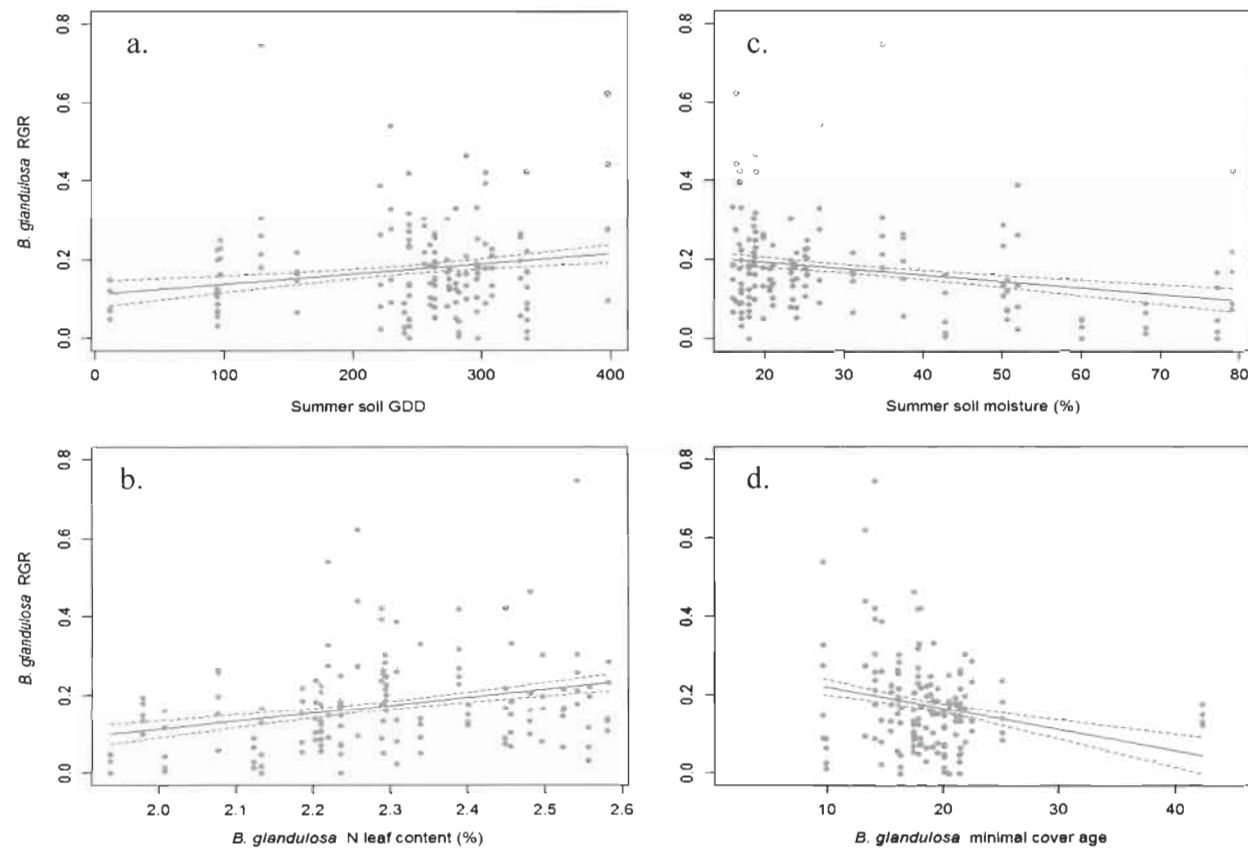


Fig. 6 Measured and predicted relative growth rate (RGR) of *Betula glandulosa* with the effect of a. summer soil growing degree days (above 5°C, SGDD) on birch RGR; b. nitrogen leaf content (%); c. summer soil moisture (%/vol); and d. minimal age of the shrub cover.

Predicted values were calculated using a mixed linear approach with “Site” as a random effect. Raw data (dots), predicted values (full lines) and 95% confidence intervals (dashed lines) are shown.

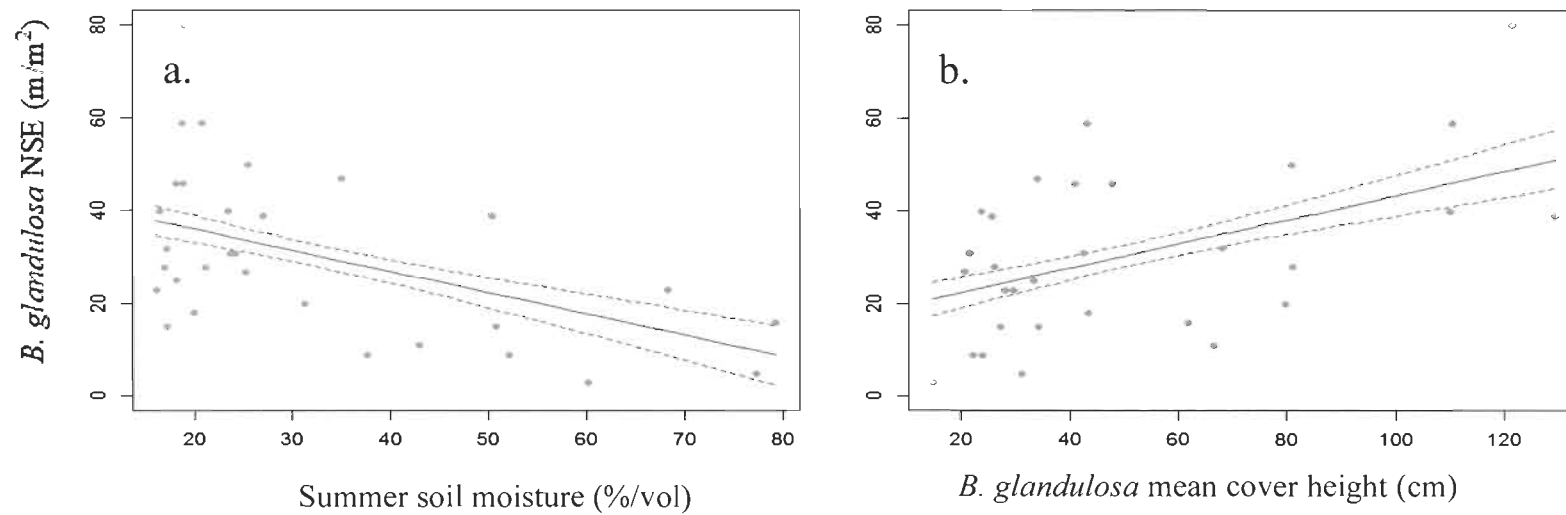


Fig. 7 Measured and predicted annual new shoot elongation (NSE) (m/m²) of *Betula glandulosa* in relation with a. summer soil moisture (%/vol); and b. mean cover height (cm). Predicted values were calculated using a mixed linear approach as the variable “Site” as a random effect. Raw data (dots), predicted values (full lines) and 95% confidence intervals (dashed lines) are shown.

Our results indicate that warmer soil temperature during the summer (SGDD) promoted birch growth (mostly RGR). Soil texture was the main factor influencing soil temperature and it varied considerably throughout the landscape from sandy loam to marine clay deposit. Sites with higher clay content tended to be cooler than sites with higher sand content (Fig. 8).

Leaf nitrogen was also an important factor correlated to the birch growth. We used a linear model approach to determine the main environmental variables influencing the leaf N content. Soil pH and Soil total N (STN) had a negative influence on the leaf N content. The NH_4^+ flux in the soil solution, the soil moisture and the STP were positively correlated with the leaf N content (Fig. 8).

For both growth measurements, soil moisture was a limiting factor. The leaf P content was not directly linked to the birch growth but there was a strong negative correlation with the soil moisture content. The leaf P content was also negatively influenced by the shrub cover height while the PO_4^{3-} flux in the soil solution and the litter thickness were positively correlated with the leaf phosphorus content (Fig. 8). Sites with higher soil moisture content tended to have lower PO_4^{3-} flux in the soil solution. Even if the wetter sites had greater NH_4^+ flux in the soil solution (Fig. 8).

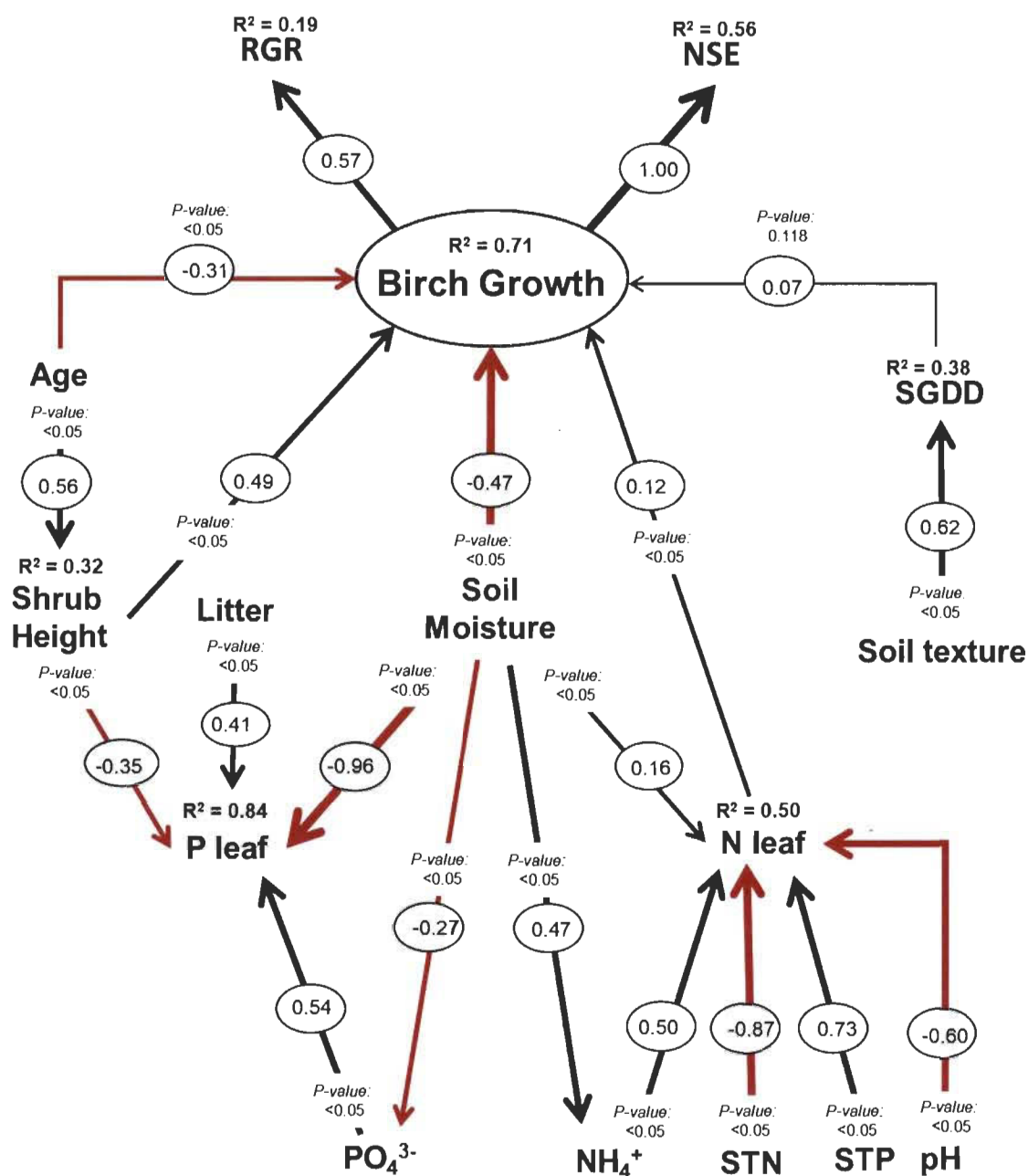


Fig. 8 Path diagram of the principal variables regulating the birch growth, near Umiujaq, Nunavik.

Birch Growth is a latent variable defined by the relative growth rate (RGR) and the annual new shoot elongation (NSE). Squared multiple correlations (R^2) are displayed for each dependant variables. The size of the arrows is proportional to the coefficient estimate. Red arrows indicate a negative relationship and the green arrows a positive relationship between the variables.

Discussion

To our knowledge, this study is the first attempting to quantify the growth of *Betula glandulosa* along a soil moisture gradient across the landscape in a subarctic area. Our results highlight that the growth of this shrub was directly affected by the age of the plant population, the soil growing degree days (SGDD), the leaves nutrient contents (mainly N) and the soil moisture.

Shrub-height-growth relation

Total birch ramification (m/m^2) per site varied from 37.5 to 436.2 m/m^2 . This great variability illustrates how this species can form very dense patches of branches and can have a direct incidence on its own environment. Shrub average height was positively associated to the new shoot elongation (NSE). Taller shrub covers were generally associated with a higher density of the shrub cover. Since there was no more space in those environments for infilling patches, most of the growth occurred vertically leading to greater shoot elongation (m/m^2). Similar results were observed by Paradis *et al.* (2016), they found that the vertical growth was greater in taller shrub patches than in lower ones and that shrub height was positively associate with the age of the shrub cover. Even if we also observed that older shrub patches were usually taller, they had a lower relative growth rate (RGR). This decrease of the RGR as the plants get larger can be explained in part by self-shading, tissue aging, turnover and allocation to structural components (Evans *et al.* 1961, Hunt 1982, Mark Rees *et al.* 2010). Thus, independently of the environmental conditions, the plant itself has an incidence on its own growth.

Soil temperature (SGDD)

Independently of the shrub average height and the density of the shrub cover, warmer soil temperatures were recorded in sandy soils. Previous studies have shown that shrub height alters soil temperature and could promote a negative feedback during the summer period by a shading effect (Blok *et al.* 2010, Myers-Smith and Hik 2013, Frost *et al.* 2018, Pelletier *et al.* 2018). Yet, we did not detect a negative effect of the shrub

average height on the soil temperature during the summer period. The high gradient of soil types ranging from marine silt deposits to sand in the region had a greater influence on SGDD than the shading that could be created by a dense shrub cover. Experimental studies of warming report a rapid increase of plant biomass during short- (1-6 years; Chapin 1996, Walker *et al.* 2006, Zamin and Grogan 2012) and long-term experiments (10-20 years; Campioli *et al.* 2012, Sistla *et al.* 2013). Sundqvist *et al.* (2011) observed a direct effect of an increase in growing season length on the growth and an indirect effect of nutrient availability on the growth. In our research, there was no clear evidence that warmer soil temperature was increasing the nutrient availability in our plots. Similar results were obtained by Ropars *et al.* (2015). They used dendroclimatic analyses to determine the main climatic factors that were driving the recent expansion of *B. glandulosa* in northern Quebec and found that the radial growth of this shrub was positively associated with warmer summer temperatures. Furthermore, Hollesen *et al.* (2015) also found similar results for *B. nana* in Greenland. The radial growth of *B. nana* was positively associated with GDD as well as winter and spring soil temperature which allowed the soils to drain and warm earlier.

Nutrients and soil moisture

Several short- and long-term fertilization experiments on *B. glandulosa* and *B. nana* in Arctic and Subarctic regions revealed that their growth was mostly co-limited by N and P (Shaver and Chapin 1995, Zamin and Grogan 2012). We found that there was a positive correlation between N in the leaves and the birch growth. Leaf nitrogen content is an indicator of photosynthetic capacity (Johnson and Tieszen 1976, Van Wijk *et al.* 2005). This suggests that a higher growth rate may be link to higher photosynthetic activity, but it may also be link to a greater amount of N available in the soil. Soil N availability was positively correlated to the amount of N in the leaves and higher concentration of NH_4^+ was observed in wetter sites. Water is an essential component of the soil and the higher N availability in wetter sites could be related to a greater mobility promoted by the water movement into the soil (Jones 2012). Furthermore, wetter sites were generally dominated by graminoids which produce litter with higher concentration of N and lower

C:N ratio than the shrub litter and this could facilitate the nitrogen mineralization (Hobbie 1996, Aerts *et al.* 2006).

Even if the nitrogen availability (NH_4^+) was greater in the wetter sites, soil moisture had a negative influence on the growth of the birch for the two different growth measurements (RGR and NSE). This result suggests that another factor is limiting the growth in these environments. Higher soil pH had a negative influence on the N content of the foliar tissues. One explanation may be that the pH limits the activity of soil microorganisms which could affect the decomposition of the litter. A liming experiment on acidic tundra heaths in Finland has shown that increasing soil pH from 5.67 (ctr) to 6.49 (limed) decreased the enzymatic activity for the cellulose degradation which could limit the decomposition of the organic matter (Stark *et al.* 2014). The low amount of P present in the foliar tissues and in the soil solution in the wetter sites might be a sign of phosphorus limitation for the growth of *B. glandulosa*. This result is in accordance with other studies. Giesler *et al.* (2012) observed similar results of P limitation in wet meadow compared to dry heath in a subarctic area. In both types of vegetation, they found a good amount of organic-P in the soil, but they observed a lower amount of P available in the wet meadow. Generally, oversaturated soils or extremely dry soils have a negative influence on decomposition (Holding *et al.* 1973, Glanville *et al.* 2012). In Alaskan tussock tundra, an increase of the soil moisture (freely drained to saturated moisture condition) reduced the soil respiration by 50 to 75% (Shaver *et al.* 2006). Thus, the higher soil moisture content might limit the mineralization rate and limit the P release. Also, in the wetter sites, there was a major accumulation of organic matter over the soil matrix and this could potentially limit the access to P for the plants since P comes mostly from the mineral soil particles (Schachtman *et al.* 1998). During the senescence, most of the P present in the foliar tissues ($\approx 60\%$) is relocated in the plant at the end of the growing season (Aerts *et al.* 2012). Thus, with the combination of the P resorption by the plants and immobilization of the P by the microorganisms, the litter that accumulates on the soil is poor in P and limits even more the P availability.

Conclusion

This study demonstrated that erect deciduous shrubs growth was heterogenous across a subarctic tundra landscape. The growth of the dominant deciduous erect shrub *Betula glandulosa* studied across a soil moisture gradient, was mainly limited by soil temperature, nutrient availability and soil moisture. The birch growth was highest in well drained areas where there were more P available and warmer soils. In the context of climate change, increasing active layer depth in permafrost area associated with warmer temperatures could enhance birch growth and the process of shrubification in northern latitudes by promoting soil drainage. To date, *B. glandulosa* growth is limited in wet areas, but this species is already present in those areas and it could eventually grow faster with an increase in drainage. The population of birch in this region is relatively young and it will continue to expand across the landscape. In time, the growth might slow down due to the aging of the birch population. There are several other erect shrub species in the Arctic, and more research is needed to see how those species are responding to their changing environment.

Acknowledgements

We thank the community of Umiujaq to have welcomed our research team, Lucassie Tooktoo, Darlene McDougall and Vikie Brabant for their help. The hard work of Guillaume Rheault, Isabelle Lussier, Alexandre Bérubé-Tellier and Catherine Jarry was essential in the field. Numerous hours were spent carefully measuring branches, we thank Laurence Greffard and Hugo Tremblay for their patient work. Financial support was provided by Centre d'études nordiques (CEN) research station in Umiujaq, Northern Scientific Training Program (NSTP), Groupe de recherche en biologie végétale (GRBV, UQTR), and the NSERC programs ArcticNet and ADAPT.

References

- Ackerman, D., D. Griffin, S. E. Hobbie, and J. C. Finlay. 2017. Arctic shrub growth trajectories differ across soil moisture levels. *Global Change Biology* 23:4294-4302.
- Aerts, R., P. M. v. Bodegom, and J. H. C. Cornelissen. 2012. Litter stoichiometric traits of plant species of high-latitude ecosystems show high responsiveness to global change without causing strong variation in litter decomposition. *New Phytologist* 196:181-188.
- Aerts, R., R. van Logtestijn, and P. S. Karlsson. 2006. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of subarctic bog species. *Oecologia* 146:652-658.
- ARK. 2007. Projet de parc national des Lacs-Guillaume-Delisle-et-à-l'Eau-Claire. État des connaissances. Service des ressources renouvelables, Section des parcs, editor. Administration régional Kativik, Kuujjuaq, Québec. 263p.
- Bjorkman, A. D., I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, P. S. A. Beck, A. Blach-Overgaard, D. Blok, J. H. C. Cornelissen, B. C. Forbes, D. Georges, S. J. Goetz *et al.* 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562:57-62.
- Blok, D., M. M. P. D. Heijmans, G. Schaepman-Strub, A. V. Kononov, T. C. Maximov, and F. Berendse. 2010. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology* 16:1296-1305.
- Blume-Werry, G., S. D. Wilson, J. Kreyling, and A. Milbau. 2016. The hidden season: growing season is 50% longer below than above ground along an arctic elevation gradient. *New Phytologist* 209:978-986.
- Bouyoucos, G. J. 1936. Directions for making mechanical analysis of soils by the hydrometer method. *Soil Science* 42:225-230.
- Buckeridge, K. M., and P. Grogan. 2010. Deepened snow increases late thaw biogeochemical pulses in mesic low arctic tundra. *Biogeochemistry* 101:105-121.
- Campioli, M., N. Leblans, and A. Michelsen. 2012. Twenty-two years of warming, fertilisation and shading of subarctic heath shrubs promote secondary growth and plasticity but not primary growth. *PloS one* 7(4): e34842.
- Chapin, F. S., G.R. Shaver. 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climate change. *Ecology* 77:822-840.

- Christiansen, C. T., M. C. Mack, J. DeMarco, and P. Grogan. 2018. Decomposition of Senesced Leaf Litter is Faster in Tall Compared to Low Birch Shrub Tundra. *Ecosystems* 21:1564-1579.
- Cooper, E. J., C. J. Little, A. K. Pilsbacher, and M. A. Mörsdorf. 2019. Disappearing green: Shrubs decline and bryophytes increase with nine years of increased snow accumulation in the High Arctic. *J Veg Sci.* 30:857-867.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Bjork, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, E. Dorrepaal, T. G. Elumeeva, M. Gill, W. A. Gould, J. Harte *et al.* 2012. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change* 2:453-457.
- Epstein, H., U. Bhatt, M. Raynolds, D. Walker, B. Forbes, G. Phoenix, J. Bjerke, H. Tømmervik, S.-R. Karlsen, R. Myneni, T. Park, S. Goetz, and G. Jia. 2018. Tundra Greenness [in Arctic Report Card 2018].
- Evans, G. C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. University of California Press. pp 734.
- Evans, G. O., J. G. Sheal, D. Macfarlane, G. O. Evans, J. G. Sheal, and D. Macfarlane. 1961. Pages 89-106 Free-living mites, London.
- Forchhammer, M. 2017. Sea-ice induced growth decline in Arctic shrubs. *Biology Letters* 13:20170122.
- Frost, G. V., H. E. Epstein, D. A. Walker, G. Matyshak, and K. Ermokhina. 2018. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra. *Ecosystems* 21:507-520.
- Gamm, C. M., P. F. Sullivan, A. Buchwal, R. J. Dial, A. B. Young, D. A. Watts, S. M. P. Cahoon, J. M. Welker, and E. Post. 2018. Declining growth of deciduous shrubs in the warming climate of continental western Greenland. *Journal of Ecology* 106:640-654.
- Giesler, R., C. Esberg, A. Lagerstrom, and B. J. Graae. 2012. Phosphorus availability and microbial respiration across different tundra vegetation types. *Biogeochemistry* 108:429-445.
- Glanville, H. C., P. W. Hill, L. D. Maccarone, P. N. Golyshin, D. V. Murphy, and D. L. Jones. 2012. Temperature and water controls on vegetation emergence, microbial dynamics, and soil carbon and nitrogen fluxes in a high Arctic tundra ecosystem. *Functional Ecology* 26:1366-1380.

- Grace, J. B., D. R. Schoolmaster, G. R. Guntenspergen, A. M. Little, B. R. Mitchell, K. M. Miller, and E. W. Schweiger. 2012. Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. *Ecosphere* 3(8):73. <http://dx.doi.org/10.1890/ES12-00048.1>
- Hobbie, S. E. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66:503-522.
- Holding, A. J., O. W. Heal, S. F. Maclean, Jr., and P. W. Flanagan. 1973. Soil organisms and decomposition in tundra. Tundra Biome Steering Committee, Stockholm, Sweden.
- Hollesen, J., A. Buchwal, G. Rachlewicz, B. U. Hansen, M. O. Hansen, O. Stecher, and B. Elberling. 2015. Winter warming as an important co-driver for *Betula nana* growth in western Greenland during the past century. *Global Change Biology* 21:2410-2423.
- Hunt, R. 1982. Plant growth curves - the functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London. pp 248.
- Johnson, D. A., and L. L. Tieszen. 1976. Aboveground biomass allocation, leaf growth, and photosynthesis patterns in tundra plant forms in Arctic Alaska. *Oecologia* 24:159-173.
- Jones, J. B. 2012. Plant Nutrition and Soil Fertility Manual. CRC PressINC. pp 230.
- Kedrowski, R. A. 1983. Extraction and analysis of nitrogen, phosphorus and carbon fractions in plant material. *Journal of Plant Nutrition* 6:989-1011.
- Lemay, M.-A., L. Provencher-Nolet, M. Bernier, E. Lévesque, and S. Boudreau. 2018. Spatially explicit modeling and prediction of shrub cover increase near Umiujaq, Nunavik. *Ecological Monographs* 88:385-407.
- Mark Rees, Colin P. Osborne, F. Ian Woodward, Stephen P. Hulme, Lindsay A. Turnbull, and Samuel H. Taylor. 2010. Partitioning the Components of Relative Growth Rate: How Important Is Plant Size Variation? *The American Naturalist* 176: E152-E161.
- Marsh, P., P. Bartlett, M. MacKay, S. Pohl, and T. Lantz. 2010. Snowmelt energetics at a shrub tundra site in the western Canadian Arctic. *Hydrological Processes* 24:3603-3620.
- Mazerolle, M. J. 2014. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c).

- Mo, Q., B. Zou, Y. Li, Y. Chen, W. Zhang, R. Mao, Y. Ding, J. Wang, X. Lu, X. Li, J. Tang, Z. Li, and F. Wang. 2015. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest. *Scientific Reports* 5:14605.
- Myers-Smith, I. H., B. C. Forbes, M. Wilmking, M. Hallinger, T. Lantz, D. Blok, K. D. Tape, M. Macias-Fauria, U. Sass-Klaassen, E. Lévesque, S. Boudreau, P. Ropars, L. Hermanutz *et al.* 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* 6:045509.
- Myers-Smith, I. H., and D. S. Hik. 2013. Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions. *Ecology and Evolution* 3:3683-3700.
- Nobrega, S., and P. Grogan. 2007. Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. *Ecosystems* 10:419-431.
- Paradis, M., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2016. Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature. *Environmental Research Letters* 11:085005.
- Payette, S., and A. Delwaide. 2000. Recent Permafrost Dynamics in a Subarctic Floodplain Associated with Changing Water Levels, Québec, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 32:316-323.
- Payette, S., A. Delwaide, M. Caccianiga, and M. Beauchemin. 2004. Accelerated thawing of subarctic peatland permafrost over the last 50 years. *Geophysical Research Letters* 31:L18208 18201-18204.
- Pearson, R. G., S. J. Phillips, M. M. Loranty, P. S. A. Beck, T. Damoulas, S. J. Knight, and S. J. Goetz. 2013. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Clim. Change* advance online publication. 3:673-677.
- Pelletier, M., M. Allard, and E. Lévesque. 2018. Ecosystem changes across a gradient of permafrost degradation in subarctic Québec (Tasiapik Valley, Nunavik, Canada). *Arctic Science* 5:1-26.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2013. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria.

- Rathore, I., and J. C. Tarafdar. 2012. Modified labile phosphorus estimation method for arid ecosystem. *Soil Science and Plant Analysis* 43:1542-1549.
- Robinson, C. H. 2002. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil* 242:65-81.
- Ropars, P., S. Angers-Blondin, M. Gagnon, I. H. Myers-Smith, E. Lévesque, and S. Boudreau. 2017. Different parts, different stories: climate sensitivity of growth is stronger in root collars vs. stems in tundra shrubs. *Global Change Biology* 23:3281-3291.
- Ropars, P., and S. Boudreau. 2012. Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters* 7:9.
- Ropars, P., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2015. How do climate and topography influence the greening of the forest-tundra ecotone in northern Québec? A dendrochronological analysis of *Betula glandulosa*. *Journal of Ecology*, 103(3): 679-690.
- Rosseel, Y. 2012. lavaan: An r package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software* 48:1-36.
- Schachtman, D. P., R. J. Reid, and S. M. Ayling. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant physiology* 116:447-453.
- Schimel, J. P., C. Bilbrough, and J. M. Welker. 2004. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry* 36:217-227.
- Shaver, G. R., and F. S. Chapin. 1995. Long-Term Responses to Factorial, NPK Fertilizer Treatment by Alaskan Wet and Moist Tundra Sedge Species. *Ecography* 18:259-275.
- Shaver, G. R., A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, K. K. Thieler, M. R. Downs, J. A. Laundre, and E. B. Rastetter. 2006. Carbon turnover in Alaskan tundra soils: effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer. *Journal of Ecology* 94:740-753.
- Singh, J. S., and S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review* 43:499-528.
- Sistla, S. A., J. C. Moore, R. T. Simpson, L. Gough, G. R. Shaver, and J. P. Schimel. 2013. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage. *Nature* 497:615-618.

- Stark, S., M. K. Männistö, and A. Eskelinen. 2014. Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant Soil* 373-385.
- Sundqvist, M. K., R. Giesler, B. J. Graae, H. Wallander, E. Fogelberg, and D. A. Wardle. 2011. Interactive effects of vegetation type and elevation on aboveground and belowground properties in a subarctic tundra. *Oikos* 120:128-142.
- Tape, K., M. Sturm, and C. Racine. 2006. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12:686-702.
- Treharne, R., J. W. Bjerke, H. Tømmervik, L. Stendardi, and G. K. Phoenix. 2019. Arctic browning: Impacts of extreme climatic events on heathland ecosystem CO₂ fluxes. *Global Change Biology* 25:489-503.
- Tremblay, B., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2012. Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik. *Environmental Research Letters* 7.
- Turrión, M. B., J. F. Gallardo, and M. I. González. 1999. Extraction of soil-available phosphate, nitrate, and sulphate ions using ion exchange membranes and determination by ion exchange chromatography. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 30:1137-1152.
- Van Wijk, M. T., M. Williams, and G. R. Shaver. 2005. Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities. *Oecologia* 142:421-427.
- Vitousek, P. M., D. R. Turner, and K. Kitayama. 1995. Foliar Nutrients During Long-Term Soil Development in Hawaiian Montane Rain Forest. *Ecology* 76:712-720.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jonsdottir, J. A. Klein *et al.* 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:1342-1346.
- Yeomans, J. C., and J. M. Bremner. 1988. A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 19:1467-1476.
- Zamin, T. J., and P. Grogan. 2012. Birch shrub growth in the low Arctic: the relative importance of experimental warming, enhanced nutrient availability, snow depth and caribou exclusion. *Environmental Research Letters* 7:034027.

CHAPITRE III

CONCLUSION

Les travaux réalisés au cours de ce projet de maîtrise visaient à caractériser la croissance arbustive du bouleau glanduleux près de la limite des arbres au Nunavik. L'abondance de cette espèce arbustive, qui peut croître prostrée ou atteindre plus d'un mètre et demi de hauteur, a augmenté de façon marquée dans plusieurs sites au Nunavik. Le bouleau glanduleux est une espèce arbustive dont l'abondance augmente dans ce secteur et qui est capable de coloniser plusieurs types d'habitats (ex. milieux humides, pessières, landes à lichen, caps rocheux). L'augmentation a pu être détectée par comparaison de photographies aériennes (Tremblay *et al.* 2012, Provencher-Nolet *et al.* 2014) ainsi que par des études dendroécologiques (Ropars *et al.* 2014, Ropars *et al.* 2015). Cette augmentation est généralement associée à l'augmentation de la température de l'air à plus grande échelle sur le territoire mais aussi à la topographie du paysage (ex. dépressions, collines, terrasses). Ces deux types d'approches permettent de détecter les tendances générales du processus à grande échelle. Ce projet de maîtrise adressait ces mêmes questions mais à une échelle locale en essayant de détecter les composantes édaphiques (*in situ*) et biologiques qui influent sur cette espèce afin de mieux comprendre les processus de son expansion.

Une des choses qui émerge des derniers travaux de recherche est que la réponse des arbustes varie grandement dans le paysage. Alors que dans certains secteurs on observe une hausse, dans d'autres la croissance du couvert arbustif diminue à travers le paysage. Ces observations vont dans le même sens que les résultats de ce projet de recherche. Une grande hétérogénéité de la croissance de cette espèce a été observée tant au niveau intra-site (i.e. à travers une même parcelle) qu'inter-sites (i.e. entre les différentes parcelles). Le bouleau glanduleux étant une espèce arbustive qui peut facilement se reproduire par croissance végétative, elle se trouve souvent à couvrir le sol sur de grandes surfaces formant des individus étendus. De ce fait, l'allocation de la ressource aux

différentes branches qui émergent du sol peut varier et ainsi causer une variation de la croissance des branches à l'intérieur d'un même site rendant ainsi plus difficile de capter la variation de croissance à l'échelle du paysage. Une étude récente en dendroécologie a montré que selon la partie ligneuse de l'arbuste utilisée pour effectuer les analyses (collets vs branches) la réponse aux variables climatiques différaient liant ainsi la variabilité de la croissance à la croissance chez cette espèce (Ropars *et al.* 2017).

Une autre des principales constatations de ce projet fut à quel point les composantes abiotiques variaient grandement à petite et à grande échelle dans le paysage mais aussi dans le temps. Ainsi, pour un même changement de température, la végétation ne réagira pas de la même manière d'un endroit à l'autre à travers le paysage. La réponse des plantes est ainsi déterminée par les composantes initiales du milieu (ex. diversité végétale, humidité du sol, type de sol, capacité de drainage, etc.) et des modifications qu'elles subiront (ex. épaissement du couvert nival, augmentation des précipitations, augmentation du couvert arbustif, etc.). Cette caractérisation de l'habitat du bouleau est importante pour mettre en lumière les principaux facteurs locaux qui influent sur sa croissance et fournir des données de terrain pour valider avec les observations réalisées à plus grande échelle.

L'arbustation de l'Arctique est un phénomène relativement récent et quels seront les implications de ce changement de végétation à court et à plus long terme demeurent des questions auxquelles il est difficile de répondre. La croissance rapide de certaines espèces arbustives peut être comparable à celle des espèces envahissantes profitant de nouveaux espaces disponibles pour s'implanter et proliférer. Mais jusqu'à quel point? Tout récemment, il a été montré que des périodes de sécheresse combinées à une hausse des températures pouvaient ralentir la croissance de certains arbustes responsable de ce phénomène (Gamm *et al.* 2018). Un autre facteur pouvant ralentir cette productivité arbustive est peut-être l'arbuste lui-même. C'est la réponse phénotypique des espèces présentes dans le milieu qui va influencer le changement structurel de l'habitat (Edwards *et al.* 2005).

À moyen et long terme, on peut se demander si la croissance arbustive et le stockage de carbone associé sera suffisant pour initier une dynamique de feu dans la toundra sous des conditions climatiques plus chaudes. Des analyses de données paléoécologiques du Nord de l'Alaska (14 000-10 000 ans avant aujourd'hui) ont démontré que les feux de toundra arbustive étaient aussi fréquents que les feux de forêt boréale observés aujourd'hui soit environ tous les 144 ans (Higuera *et al.* 2008). Les principaux facteurs qui ont favorisé cette dynamique de feu à cette période de l'Holocène étaient principalement attribuable à un faible taux d'humidité dans l'environnement et dépendait du couvert de végétation présent. La résine présente dans les tissus du bouleau glanduleux (*resin birch*) facilite la propagation du feu sous de bonnes conditions (Sylvester and Wein 1981). Selon Tollefson (2007), la récurrence de feu pour les écosystèmes à dominance de *B. glandulosa* en toundra arbustive se situe entre 80 et 230 ans. De plus, les feux de faibles et de moyenne intensité favorisent la régénération rapide de cette espèce puisqu'elle peut refaire ses tiges à partir de ses bourgeons racinaires. Et, le feu remet en circulation dans le sol une grande quantité de phosphate stimulant ainsi la croissance rapide de nouvelles tiges après un feu. Ces informations nous suggèrent que même dans un secteur comme Umiujaq (qui se situe à la limite des arbres), une croissance accrue du bouleau glanduleux pourrait favoriser une dynamique de feu.

À ce jour, le changement structurel qu'occasionne cette croissance arbustive a plusieurs incidences sur le paysage mais aussi sur l'utilisation du territoire par les communautés qui y habitent. Ces arbustes érigés rendent plus difficile les déplacements sur le territoire tant pour la chasse que pour la cueillette de petits fruits. Les longues branches envahissent les sentiers et rendent les routes difficilement praticables. Malgré la taille des rameaux en bordure des sentiers, la reproduction clonale de ces espèces relance rapidement la croissance de ces tiges.

Une autre conséquence pour les communautés est la perte de territoire pour la cueillette des petits fruits. Plusieurs témoignages d'ainés sur le terrain ont mentionné que les plus beaux sites pour la cueillette des petits fruits étaient en train de se faire envahir par ces arbustes et qu'ils devaient trouver d'autres sites de cueillette (Lussier 2017).

Les petits fruits sont très importants pour les communautés nordiques. Des espèces comme *Vaccinium uliginosum* (bleuet), *Empetrum nigrum* (camarine noire), *Vaccinium vitis-idea* (la canneberge) et *Rubus chamaemorus* (chicouté) poussent sur le territoire. Ils produisent des fruits riches en vitamines et en anti-oxydant et constituent une partie importante de leur alimentation en période estivale (Cuerrier *et al.* 2015).

Par ailleurs, depuis quelques années, les chercheurs ont commencé à observer, par endroit, une diminution du signal photosynthétique (principalement évalué par mesures satellitaires de l'indice NDVI) que l'on nomme le brunissement. Ce phénomène serait principalement occasionné par des événements climatiques extrêmes (principalement en période hivernale) comme des sécheresses occasionnées par le gel de la végétation lié à l'amincissement du couvert nival dû à des périodes chaudes en hiver ou encore à une faible quantité de neige reçue pendant la saison hivernale (Phoenix and Bjerke 2016). D'autres facteurs comme des événements biologiques (ex. défoliation par des insectes) et des événements physiques (ex. le feu) peuvent aussi être responsables du brunissement de l'Arctique (Treharne *et al.* 2019). Ces changements sont présentement détectables par imagerie satellitaire. Cependant, d'avantage de travaux de recherche sur le terrain comme ce projet sont nécessaire afin de valider les modèles et avoir une meilleure compréhension des dynamiques écosystémiques.

Il est maintenant clair que l'Arctique se transforme et évolue rapidement. Les hausses de température, la modification du régime hydrique, la dégradation du pergélisol altèrent le paysage. Par cette hétérogénéité, la complexité des interactions entre tous les facteurs abiotiques et biotiques qui le compose rendent difficile de déterminer quels seront les effets à long terme sur la faune, la flore ainsi que sur les communautés qui habitent ce vaste territoire. Certes, des adaptations seront nécessaires et la transformation est déjà amorcée. Les travaux de recherches futurs devront se faire davantage de concert avec les communautés nordiques afin de partager les connaissances du territoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aerts, R. 2006. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* **94**:713-724.
- Aerts, R., R. van Logtestijn, and P. S. Karlsson. 2006. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of subarctic bog species. *Oecologia* **146**:652-658.
- Barrio, I. C., D. S. Hik, I. S. Jónsdóttir, C. G. Bueno, M. A. Mörsdorf, and V. T. Ravolainen. 2016. Herbivory Network: An international, collaborative effort to study herbivory in Arctic and alpine ecosystems. *Polar Science* **10**:297-302.
- Bintanja, R. 2018. The impact of Arctic warming on increased rainfall. *Scientific Reports* **8**:16001.
- Bjorkman, A. D., I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, P. S. A. Beck, A. Blach-Overgaard, D. Blok, J. H. C. Cornelissen, B. C. Forbes, D. Georges, S. J. Goetz *et al.* 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* **562**:57-62.
- Blok, D., M. M. P. D. Heijmans, G. Schaepman-Strub, A. V. Kononov, T. C. Maximov, and F. Berendse. 2010. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology* **16**:1296-1305.
- Bret-Harte, M. S., G. R. Shaver, J. P. Zoerner, J. F. Johnstone, J. L. Wagner, A. S. Chavez, R. F. Gunkelman, S. C. Lippert, and J. A. Laundre. 2001. Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. *Ecology* **82**:18-32.
- Buckeridge, K. M., and P. Grogan. 2010. Deepened snow increases late thaw biogeochemical pulses in mesic low arctic tundra. *Biogeochemistry* **101**:105-121.
- Campioli, M., N. Leblans, and A. Michelsen. 2012. Twenty-two years of warming, fertilisation and shading of subarctic heath shrubs promote secondary growth and plasticity but not primary growth. *PloS one* **7**.
- Chapin, F. S., III, N. Fetcher, K. Kielland, K. R. Everett, and A. E. Linkins. 1988. Productivity and nutrient cycling of alaskan tundra USA enhancement by flowing soil water. *Ecology (Washington D C)* **69**:693-702.

- Chapin, F. S., III, and R. A. Kedrowski. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* **64**:376-391.
- Chapin, F. S., and G. R. Shaver. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* **66**:564-576.
- Chapin, F. S., G. R. Shaver, A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, and J. A. Laundre. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* **76**:694-711.
- Chapin, F. S., and C. Körner. 1995. Arctic and alpine biodiversity: pattern, causes and ecosystem consequences. *Q.H.* **84**:1-321.
- Cuerrier, A., N. D. Brunet, J. Gérin-Lajoie, A. Downing, and E. Lévesque. 2015. The Study of Inuit Knowledge of Climate Change in Nunavik, Quebec: A Mixed Methods Approach. *Human Ecology* **43**:379-394.
- De Groot, W. J., and P. A. Thomas. 1997. *Betula nana* L. and *Betula glandulosa* Michx. *Journal of Ecology* **85**:241.
- Dorrepaal, E., J. H. C. Cornelissen, and R. Aerts. 2007. Changing leaf litter feedbacks on plant production across contrasting subarctic peatland species and growth forms. *Oecologia* **151**:251-261.
- Edwards, M. E., L. B. Brubaker, A. V. Lozhkin, and P. M. Anderson. 2005. Structurally novel biomes: a response to past warming in beringia. *Ecology* **86**:1696-1703.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Bjork, A. D. Bjorkman, T. V. Callaghan, L. S. Collier, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, A. M. Fosaa, W. A. Gould, J. Gretarsdottir *et al.* 2012a. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* **15**:164-175.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Bjork, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, E. Dorrepaal, T. G. Elumeeva, M. Gill, W. A. Gould, J. Harte *et al.*, 2012b. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Clim. Change* **2**:453-457.
- Forbes, B. C., J. J. Ebersole, and B. Strandberg. 2001. Anthropogenic disturbance and patch dynamics in circumpolar arctic ecosystems. *conservation biology* **15**:954-969.

- Forbes, B. C., M. Macias Fauria, and P. Zetterberg. 2010. Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology* **16**:1542-1554.
- Foth, H. D., and L. M. Turk. 1972. *Fundamentals of soil science*: 5th ed.
- French, H. M. 1987. Periglacial geomorphology in North America: current research and future trends. *Ecological Bulletins* **38**:5-16.
- Frost, G. V., H. E. Epstein, D. A. Walker, G. Matyshak, and K. Ermokhina. 2018. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra. *Ecosystems* **21**:507-520.
- Gamm, C. M., P. F. Sullivan, A. Buchwal, R. J. Dial, A. B. Young, D. A. Watts, S. M. P. Cahoon, J. M. Welker, and E. Post. 2018. Declining growth of deciduous shrubs in the warming climate of continental western Greenland. *Journal of Ecology* **106**:640-654.
- Hattenschwiler, S., and P. M. Vitousek. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* **15**:238-243.
- Higuera, P. E., L. B. Brubaker, P. M. Anderson, T. A. Brown, A. T. Kennedy, and F. S. Hu. 2008. Frequent fires in ancient shrub tundra: implications of paleorecords for arctic environmental change. *PloS one* **3**:e0001744-e0001744.
- Hobbie, S. E. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* **66**:503-522.
- Holding, A. J., O. W. Heal, S. F. Maclean, Jr., and P. W. Flanagan. 1973. *Soil organisms and decomposition in tundra*. Tundra Biome Steering Committee, Stockholm, Sweden.
- Hollesen, J., A. Buchwal, G. Rachlewicz, B. U. Hansen, M. O. Hansen, O. Stecher, and B. Elberling. 2015. Winter warming as an important co-driver for *Betula nana* growth in western Greenland during the past century. *Global Change Biology* **21**:2410-2423.
- IPCC. 2013. *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jones, J. B. 2012. *Plant nutrition and soil fertility manual*. second edition. Taylor & Francis.

- Lantz, T. C., S. E. Gergel, and S. V. Kokelj. 2010. Spatial heterogeneity in the shrub tundra ecotone in the Mackenzie Delta region, Northwest Territories: implications for Arctic environmental change. *Ecosystems* **13**:194-204.
- Larsen, K. S., A. Michelsen, S. Jonasson, C. Beier, and P. Grogan. 2012. Nitrogen uptake during fall, winter and spring differs among plant functional groups in a subarctic heath ecosystem. *Ecosystems* **15**:927-939.
- Lemay, M.-A., L. Provencher-Nolet, M. Bernier, E. Lévesque, and S. Boudreau. 2018. Spatially explicit modeling and prediction of shrub cover increase near Umiujaq, Nunavik. *Ecological Monographs* **88**:385-407.
- Linderholm, H. W. 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* **137**:1-14.
- Loveland, P. 2011. Soil Atlas of the Northern Circumpolar Region - edited by Jones, A., Stolbovoy, C., Tarnocai, G., Broll, O., Spaargaren, O. & Montanarella, L. *European Journal of Soil Science* **62**:331-331.
- Lussier, I. 2017. Impact de l'arbustation récente sur l'abondance et la productivité de *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea* et *Empetrum nigrum* à Umiujaq (Nunavik). Université du Québec à Trois-Rivières Trois-Rivières.
- Mack, M. C., E. A. G. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver, and F. S. Chapin. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* **431**:440-443.
- Marsh, P., P. Bartlett, M. MacKay, S. Pohl, and T. Lantz. 2010. Snowmelt energetics at a shrub tundra site in the western Canadian Arctic. *Hydrological Processes* **24**:3603-3620.
- Melillo, J. M., J. D. Aber, and J. F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**:621-626.
- Myers-Smith, I. H., S. C. Elmendorf, P. S. A. Beck, M. Wilmking, M. Hallinger, D. Blok, K. D. Tape, S. A. Rayback, M. Macias-Fauria, B. C. Forbes, J. D. M. Speed, N. Boulanger-Lapointe, C. Rixen *et al.* 2015. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nature Clim. Change* **5**:887-891.
- Myers-Smith, I. H., B. C. Forbes, M. Wilmking, M. Hallinger, T. Lantz, D. Blok, K. D. Tape, M. Macias-Fauria, U. Sass-Klaassen, E. Levesque, S. Boudreau, P. Ropars, L. Hermanutz *et al.* 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* **6**.

- Myers-Smith, I. H., M. M. Grabowski, H. J. D. Thomas, S. Angers-Blondin, G. N. Daskalova, A. D. Bjorkman, A. M. Cunliffe, J. J. Assmann, J. S. Boyle, E. McLeod, S. McLeod, R. Joe, P. Lennie, D. Arey, R. R. Gordon, and C. D. Eckert. 2019. Eighteen years of ecological monitoring reveals multiple lines of evidence for tundra vegetation change. *Ecological Monographs* **89**:e01351.
- Myers-Smith, I. H., and D. S. Hik. 2013. Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions. *Ecology and Evolution* **3**:3683-3700.
- Nadelhoffer, K. J., A. E. Giblin, G. R. Shaver, and J. A. Laundre. 1991. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in 6 arctic soils. *Ecology* **72**:242-253.
- Nobrega, S., and P. Grogan. 2007. Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. *Ecosystems* **10**:419-431.
- Paradis, M., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2016. Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature. *Environmental Research Letters* **11**:085005.
- Pearson, R. G., S. J. Phillips, M. M. Loranty, P. S. A. Beck, T. Damoulas, S. J. Knight, and S. J. Goetz. 2013. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Clim. Change* advance online publication.
- Pelletier, M., M. Allard, and E. Levesque. 2018. Ecosystem changes across a gradient of permafrost degradation in subarctic Québec (Tasiapik Valley, Nunavik, Canada). *Arctic Science* **5**:1-26.
- Phoenix, G. K., and J. W. Bjerke. 2016. Arctic browning: extreme events and trends reversing arctic greening. *Global Change Biology* **22**:2960-2962.
- Provencher-Nolet, L., M. Bernier, and E. Lévesque. 2014. Short term change detection in tundra vegetation near Umiujaq, subarctic Quebec, Canada. Pages 4668-4670 *in* 2014 IEEE Geoscience and Remote Sensing Symposium.
- Rastetter, E. B., B. L. Kwiatkowski, S. Le Dizès, and J. E. Hobbie. 2004. The Role of Down-Slope Water and Nutrient Fluxes in the Response of Arctic Hill Slopes to Climate Change. *Biogeochemistry* **69**:37-62.
- Robinson, C. H. 2002. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil* **242**:65-81.

- Robinson, C. H., P. A. Wookey, A. N. Parsons, J. A. Potter, T. V. Callaghan, J. A. Lee, M. C. Press, and J. M. Welker. 1995. Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert and a subarctic dwarf shrub heath. *Oikos* **74**:503-512.
- Ropars, P., S. Angers-Blondin, M. Gagnon, I. H. Myers-Smith, E. Lévesque, and S. Boudreau. 2017. Different parts, different stories: climate sensitivity of growth is stronger in root collars vs. stems in tundra shrubs. *Global Change Biology* **23**:3281-3291.
- Ropars, P., and S. Boudreau. 2012. Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters* **7**:9.
- Ropars, P., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2014. Greening in subarctic Québec: heterogeneity in dwarf birch response to recent climate change. Accepted with revisions (sept 29 2014) in *Journal of Ecology*.
- Ropars, P., E. Lévesque, and S. Boudreau. 2015. How do climate and topography influence the greening of the forest-tundra ecotone in northern Québec? A dendrochronological analysis of *Betula glandulosa*. *Journal of Ecology*.
- Schimel, J. P., C. Bilbrough, and J. M. Welker. 2004. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry* **36**:217-227.
- Shaver, G. R., and F. S. Chapin. 1980. Response to fertilization by various plant-growth forms in an alaskan tundra - nutrient accumulation and growth. *Ecology* **61**:662-675.
- Shaver, G. R., A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, K. K. Thieler, M. R. Downs, J. A. Laundre, and E. B. Rastetter. 2006. Carbon turnover in Alaskan tundra soils: effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer. *Journal of Ecology* **94**:740-753.
- Singh, J. S., and S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review* **43**:449-528.
- Stieglitz, M., S. J. Déry, V. E. Romanovsky, and T. E. Osterkamp. 2003. The role of snow cover in the warming of arctic permafrost. *Geophysical Research Letters* **30**.
- Sturm, M., C. Racine, and K. Tape. 2001. Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* **411**:546-547.

- Sundqvist, M. K., R. Giesler, B. J. Graae, H. Wallander, E. Fogelberg, and D. A. Wardle. 2011. Interactive effects of vegetation type and elevation on aboveground and belowground properties in a subarctic tundra. *Oikos* **120**:128-142.
- Sylvester, T. W., and R. W. Wein. 1981. Fuel characteristics of arctic plant species and simulated plant community flammability by Rothermel's model. *Canadian Journal of Botany* **59**:898-907.
- Tape, K., M. Sturm, and C. Racine. 2006. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* **12**:686-702.
- Tape, K. D., M. Hallinger, J. M. Welker, and R. W. Ruess. 2012. Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska. *Ecosystems* **15**:711-724.
- Tollefson, J. E. 2007. *Betula glandulosa*. In: Fire Effects Information System. U.S. Department of Agriculture.
- Treharne, R., J. W. Bjerke, H. Tømmervik, L. Stendardi, and G. K. Phoenix. 2019. Arctic browning: Impacts of extreme climatic events on heathland ecosystem CO₂ fluxes. *Global Change Biology* **25**:489-503.
- Tremblay, B., E. Levesque, and S. Boudreau. 2012. Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik. *Environmental Research Letters* **7**.
- Vitousek, P. 2004. Nutrient Cycling and Limitation. Hawai'i as a Model System. Princeton University Press.
- Walker, D. A., M. K. Raynolds, F. J. A. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, S. S. Kholod, C. J. Markon, E. S. Melnikov, N. G. Moskalenko, S. S. Talbot, B. A. Yurtsev, and C. T. The other members of the. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* **16**:267-282.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jonsdottir, J. A. Klein *et al.* 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proc Natl Acad Sci U S A* **103**:1342-1346.
- Walker, T. W., and J. K. Syers. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* **15**:1-19.

- Wookey, P. A., A. N. Parsons, J. M. Welker, J. A. Potter, T. V. Callaghan, A. Lee, and M. C. Press. 1993. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in subarctic and high arctic plants. *Oikos* **67**:490-502.
- Xu, L., R. B. Myneni, F. S. Chapin Iii, T. V. Callaghan, J. E. Pinzon, C. J. Tucker, Z. Zhu, J. Bi, P. Ciais, H. Tømmervik, E. S. Euskirchen, B. C. Forbes, S. L. Piao, B. T. Anderson, S. Ganguly, R. R. Nemani, S. J. Goetz, P. S. A. Beck, A. G. Bunn, C. Cao, and J. C. Stroeve. 2013. Temperature and vegetation seasonality diminishment over northern lands. *Nature Climate Change* **3**:581.
- Yang, Z.-p., Y. H. Ou, X.-l. Xu, L. Zhao, M.-h. Song, and C.-p. Zhou. 2010. Effects of permafrost degradation on ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* **30**:33-39.
- Zamin, T. J., and P. Grogan. 2012. Birch shrub growth in the low Arctic: the relative importance of experimental warming, enhanced nutrient availability, snow depth and caribou exclusion. *Environmental Research Letters* **7**:034027.
- Zeng, H. Q., G. S. Jia, and H. Epstein. 2011. Recent changes in phenology over the northern high latitudes detected from multi-satellite data. *Environmental Research Letters* **6**:11.

ANNEXE A

DESCRIPTION DES SITES ÉTUDIÉS EN 2013 DANS LA RÉGION D'UMIUJAQ (NUNAVIK)

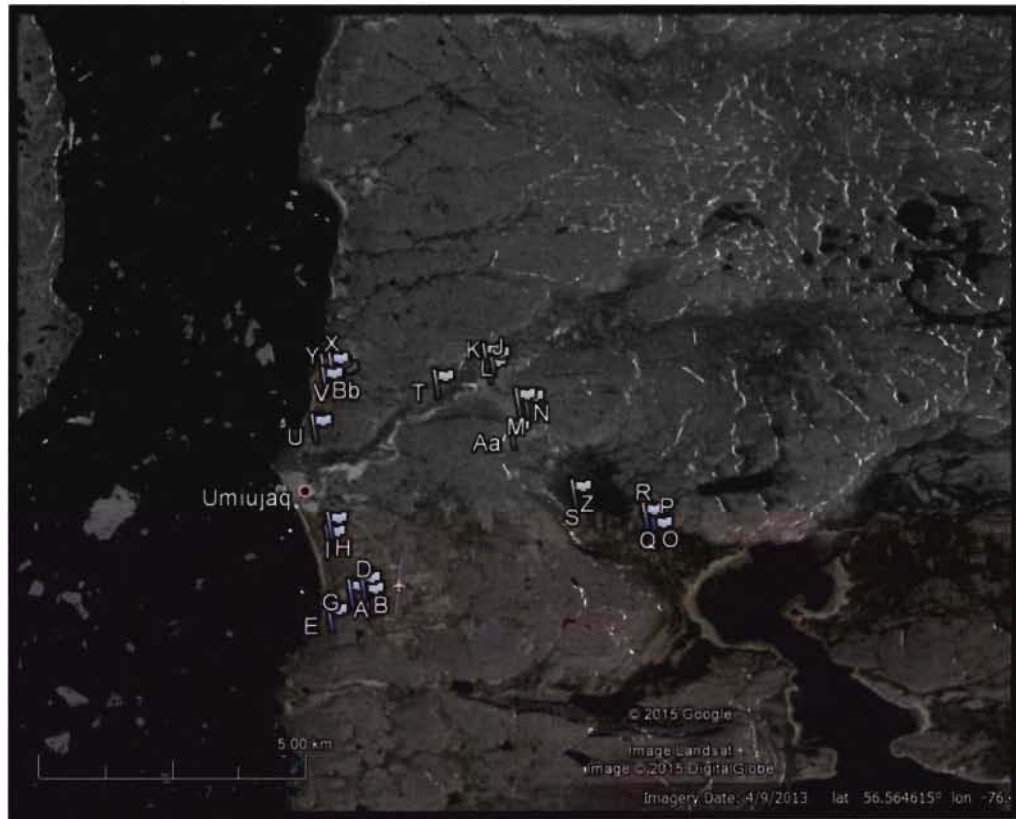


Figure A.1 Carte des sites à l'étude à Umiujaq, Nunavik (Canada).

Tableau A.1 Caractéristiques végétales et édaphiques des 30 sites à l'étude à Umiujaq (Nunavik)

Sites	R	W	V	P	Z	E	S	BB	H	Q	N	CC	L	O	M	K	J	U	A	AA	DD	Y	G	C	F	I	X	B	D	T
<i>Végétation</i>																														
Mousse (%)	3	0.5	3	38	38	38	10	20	38	83	20	83	83	83	0.5	3	10	63	3	83	38	3	83	63	10	63	20	10	10	83
Lichen (%)	83	83	83	63	63	63	63	63	63	0	83	0	20	0.5	83	83	83	10	63	3	38	20	0	0	0	20	20	0	0	0
Graminoïdes (%)	10	20	10	10	10	3	10	10	3	38	3	63	10	10	10	3	3	3	10	38	63	63	63	63	83	63	63	83	83	63
Arbuste prost.(%)	20	38	10	0	38	10	38	10	3	3	3	0.5	3	0.5	0.5	10	10	10	38	3	63	38	10	0	38	63	38	10	38	20
Arbuste bas (%)	10	63	63	3	38	63	10	38	38	10	38	0.5	0	0.5	63	20	63	38	63	20	20	38	10	0	38	38	38	20	38	10
Arbuste moyen (%)	0	0	0	63	0	0	0	20	10	10	38	63	83	10	0	38	0	38	0	63	10	0	83	0	0	0	0	10	3	38
Arbuste haut (%)	0	0	0	10	0	0	0	0	0	63	0	38	10	83	0	0	0	20	0	38	3	0	10	83	0	0	0	0	3	20
Couv.Plant vasc (%)	40	120	83	86	85	76	58	78	54	123	81	164	106	104	73	71	76	108	110	161	158	138	175	145	158	163	138	123	164	150
Haut. arbustive(cm)	28	24	26	68	27	41	33	43	48	121	43	110	81	110	21	42	21	81	26	80	34	22	67	129	34	24	15	30	31	62
Couv. arbustif (%)	63	63	63	76	38	83	10	83	63	83	75	101	93	93	63	63	63	95	63	120	33	38	103	83	38	38	38	30	44	68
Couv. bouleau (%)	63	63	63	63	20	83	10	83	63	83	63	63	83	83	63	63	63	83	63	83	20	38	63	63	38	38	38	10	38	63
Age couv. bouleau	19	13	14	18	19	21	18	16	18	18	22	42	25	22	21	20	16	19	10	22	14	16	20	23	20	15	22	10	16	18
<i>Var. édaphiques</i>																														
Hum sol (%/vol)	16	16	17	17	17	18	18	19	19	19	20	21	21	23	24	24	25	25	27	31	35	38	43	50	51	52	60	68	77	79
pH	3.7	4.1	4	3.8	4.2	4	5.2	4.2	3.4	3.9	3.6	4.2	4	3.6	3.7	3.7	3.4	3.7	4	3.6	4.8	4.2	4.6	4.6	4.5	4.4	4.4	5.3	4.5	4.7
SGDD (> 5°C)	296	398	303	280	95	297	95	256	288	N/A	264	275	260	273	264	264	308	97	230	157	129	330	282	N/A	12	222	N/A	240	335	335
Matière org. (cm)	0.5	0.5	1	4	1	5	1	2	7	11	2	5	2	10	2	3	2	5	5	6	5.5	0	6	11	7	5	9	10	7	20

Les sites sont classés en fonction du gradient d'humidité de sol (16 %/vol à 79 %/vol Umiujaq (Nunavik). Les mesures ont été prises pendant l'été 2013. Couv. Plant. vasc. (%) : Couvert des plantes vasculaires; couv. arbustif : couvert des espèces arbustives; Age couv. bouleau : l'âge minimale du couvert arbustif (bouleau seulement).

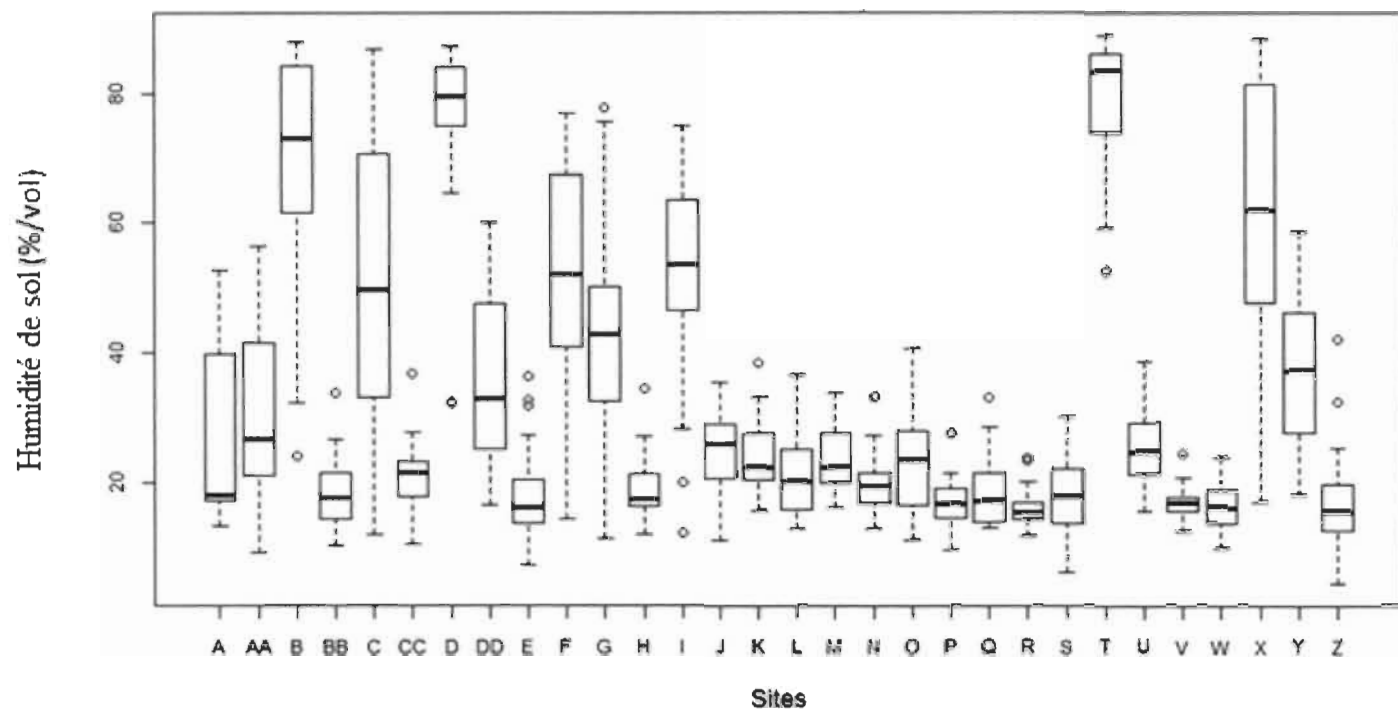


Figure A.2 Variabilité saisonnière d'humidité de sol (%/vol) des 30 sites à l'étude dans la région d'Umiujaq (Nunavik). Les données présentées ont été mesurées de juin à août 2013 à 5 reprises pendant cette période.



Figure A.3 Vue générale du site A dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.4 Image de la végétation du site B dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

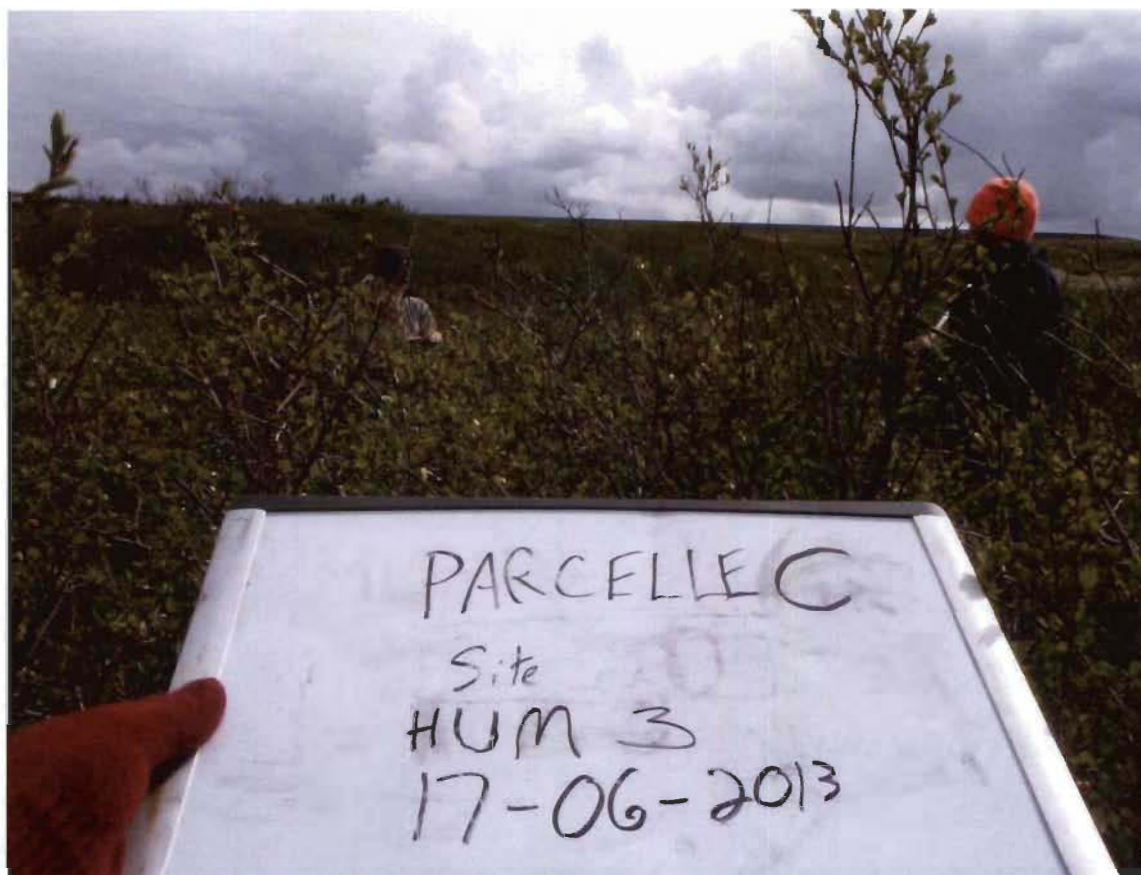


Figure A.5 Image de la végétation du site C dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.6 Image de la végétation du site D dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.7 Image de la végétation du site DD dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.8 Image de la végétation du site E dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.9 Image de la végétation du site F dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.10 Image de la végétation du site G dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.11 Image de la végétation du site H dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

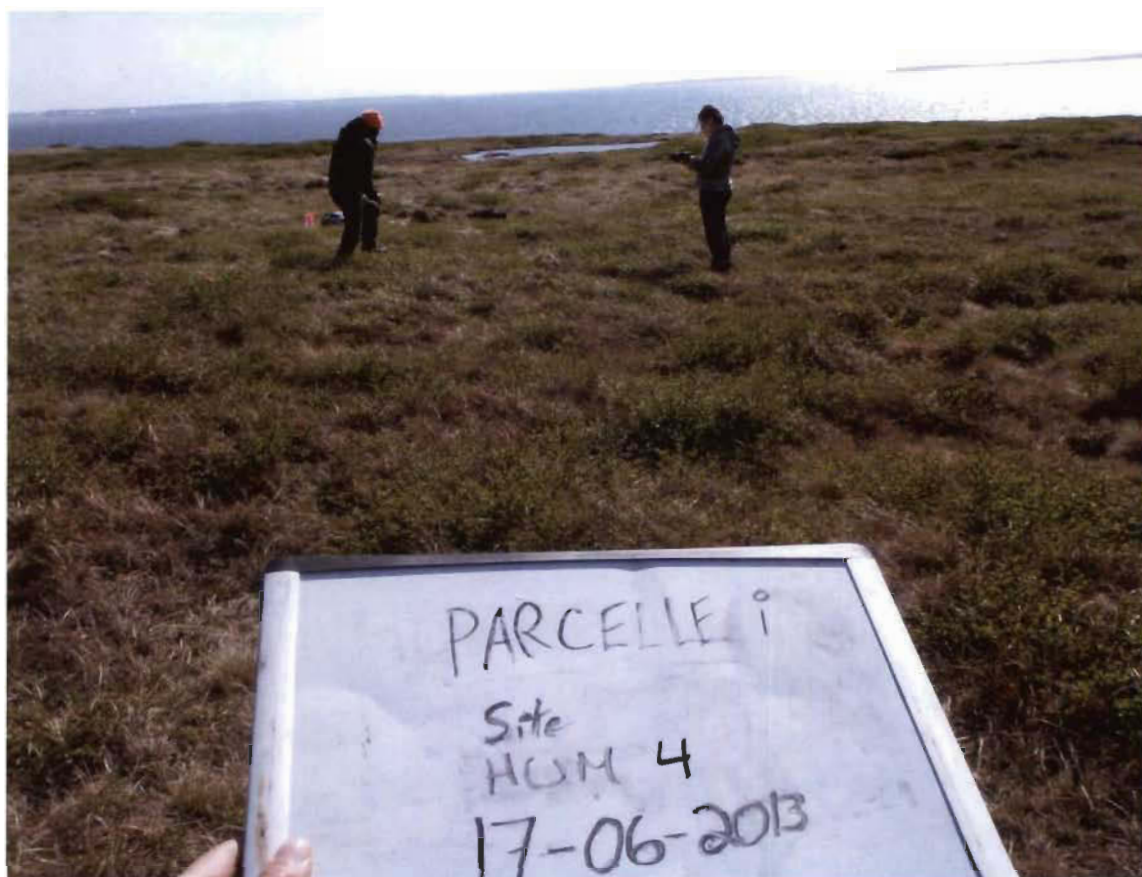


Figure A.12 Image de la végétation du site I dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.13 Image de la végétation du site J dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.14 Image de la végétation du site K dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

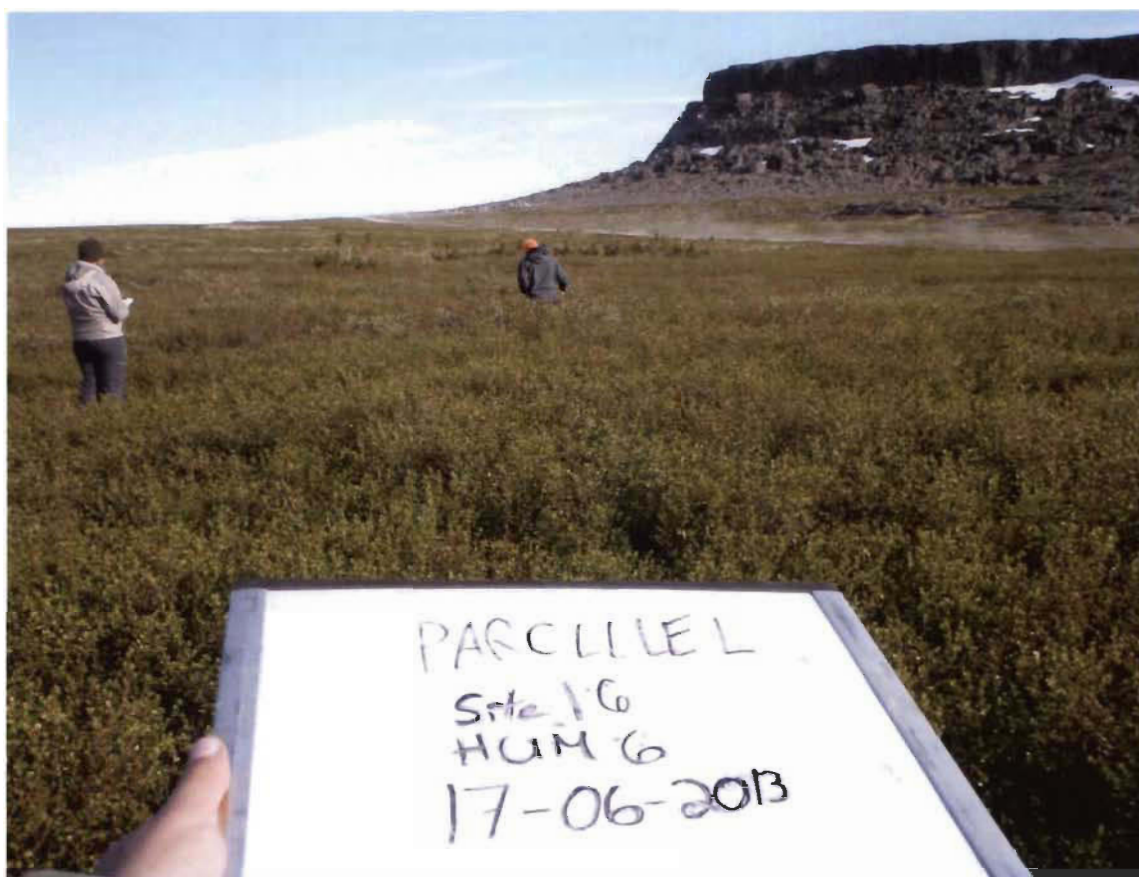


Figure A.15 Image de la végétation du site L dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.16 Image de la végétation du site M dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.17 Image de la végétation du site N dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.18 Image de la végétation du site O dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

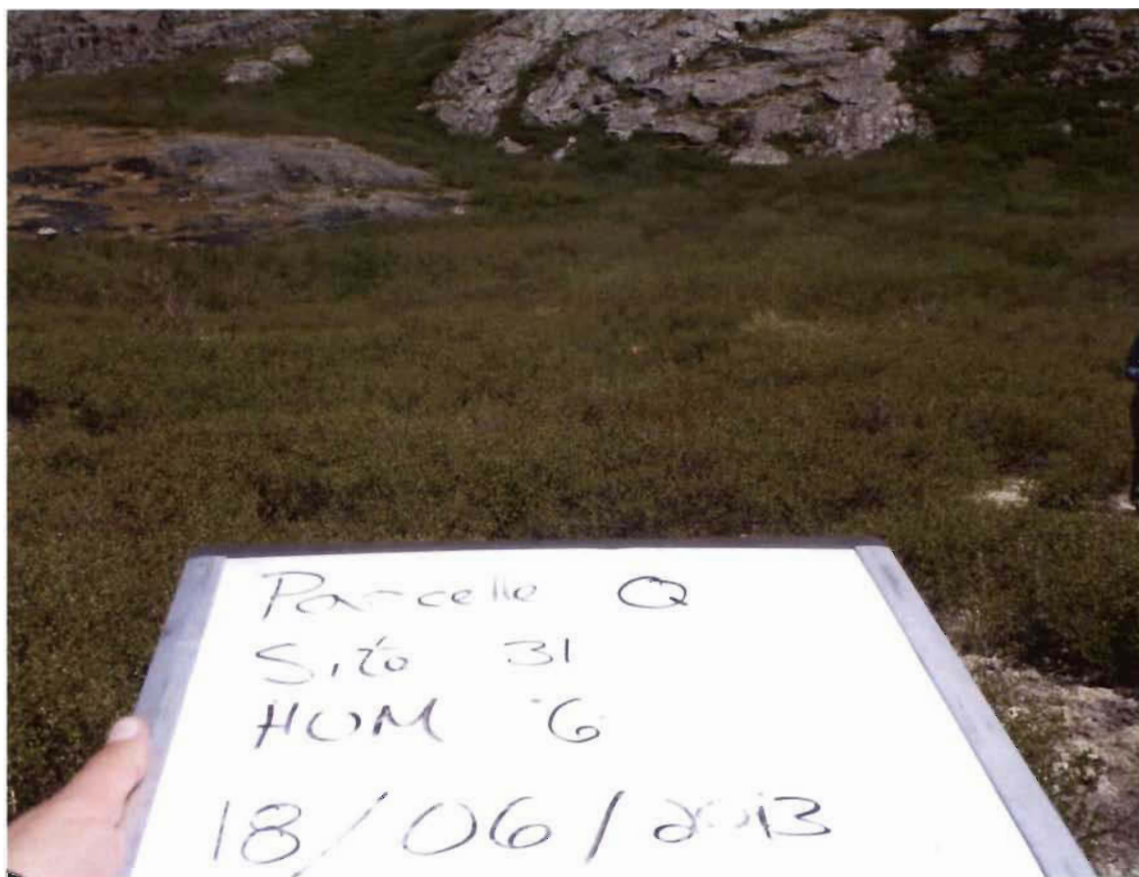


Figure A.19 Image de la végétation du site Q dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

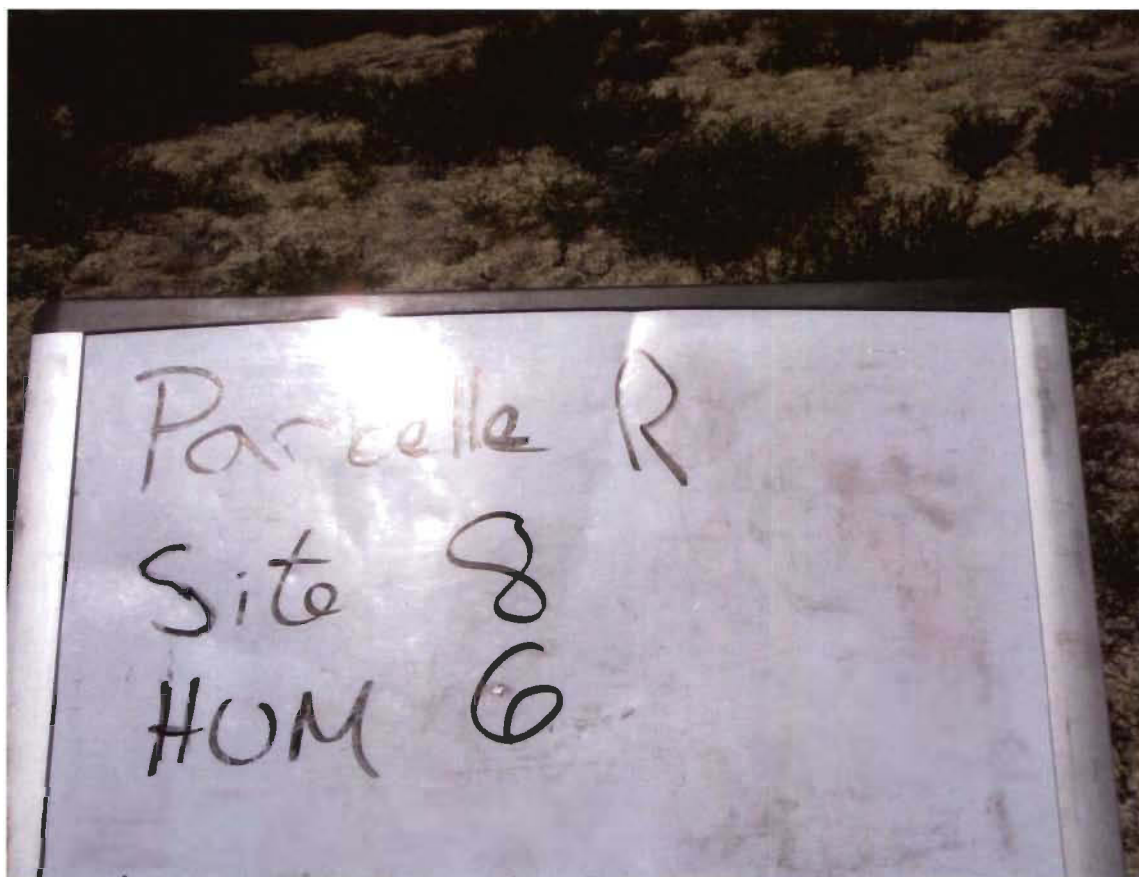


Figure A.20 Image de la végétation du site R dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

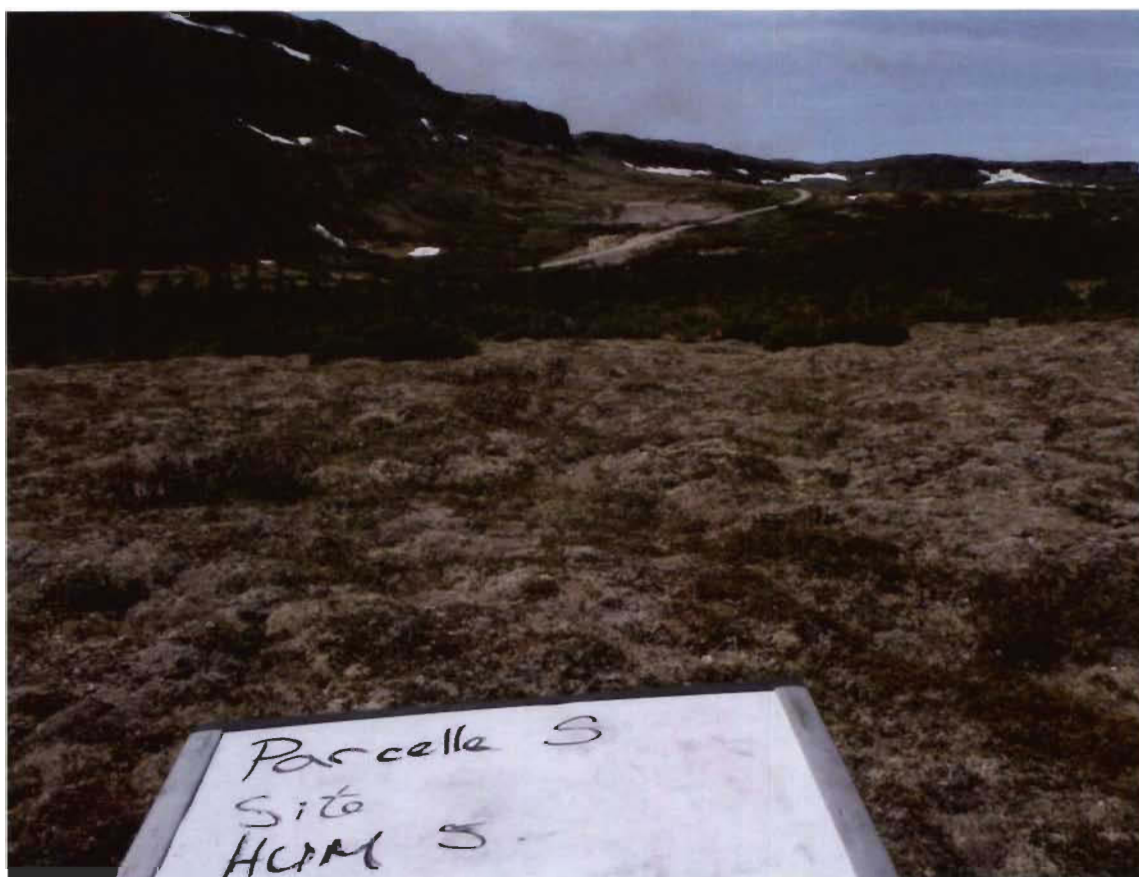


Figure A.21 Image de la végétation du site S/Z dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

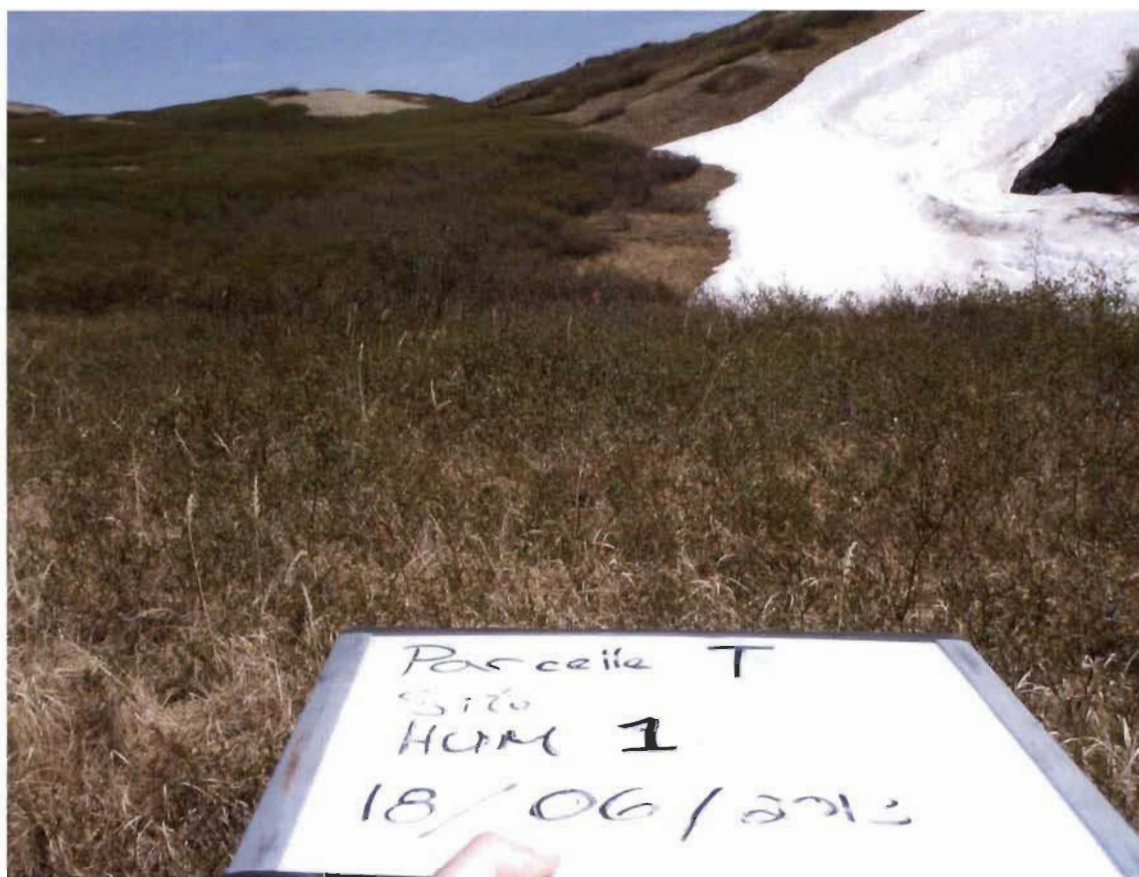


Figure A.22 Image de la végétation du site T dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.23 Image de la végétation du site U dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

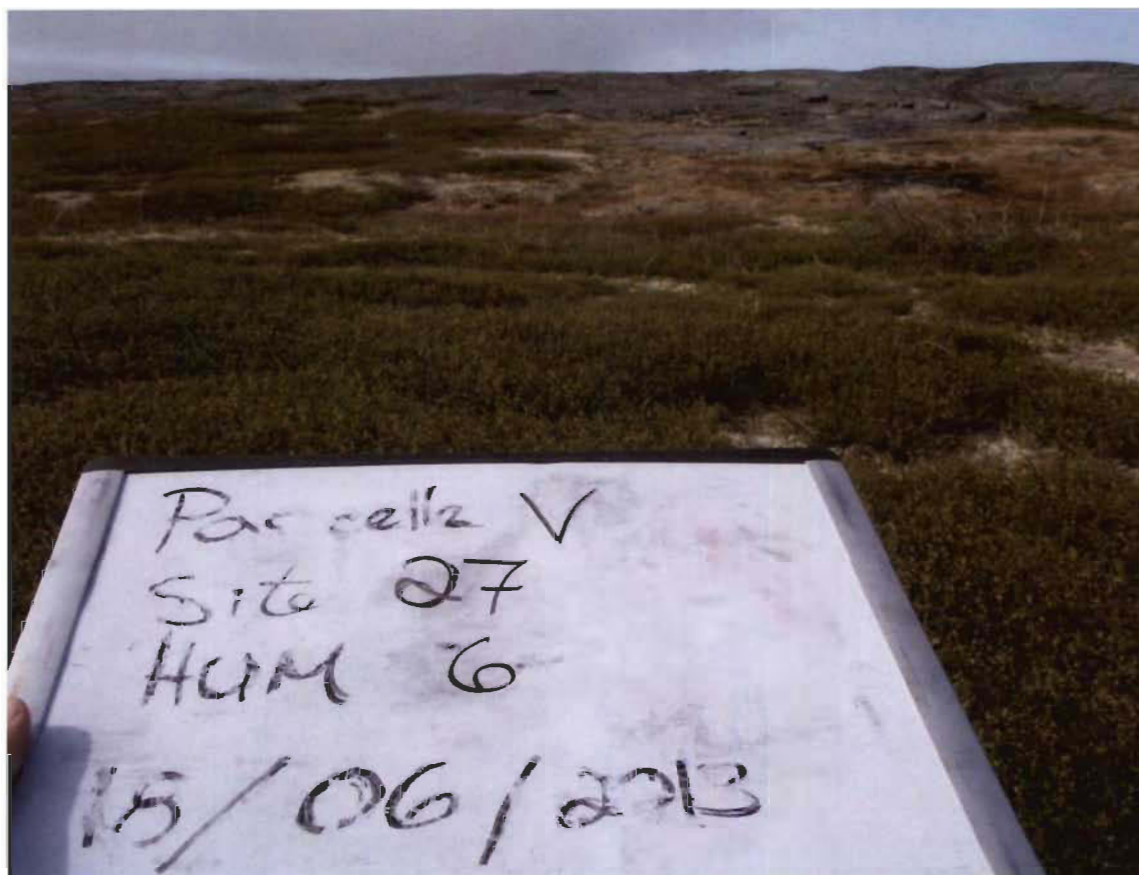


Figure A.24 Image de la végétation du site V dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).

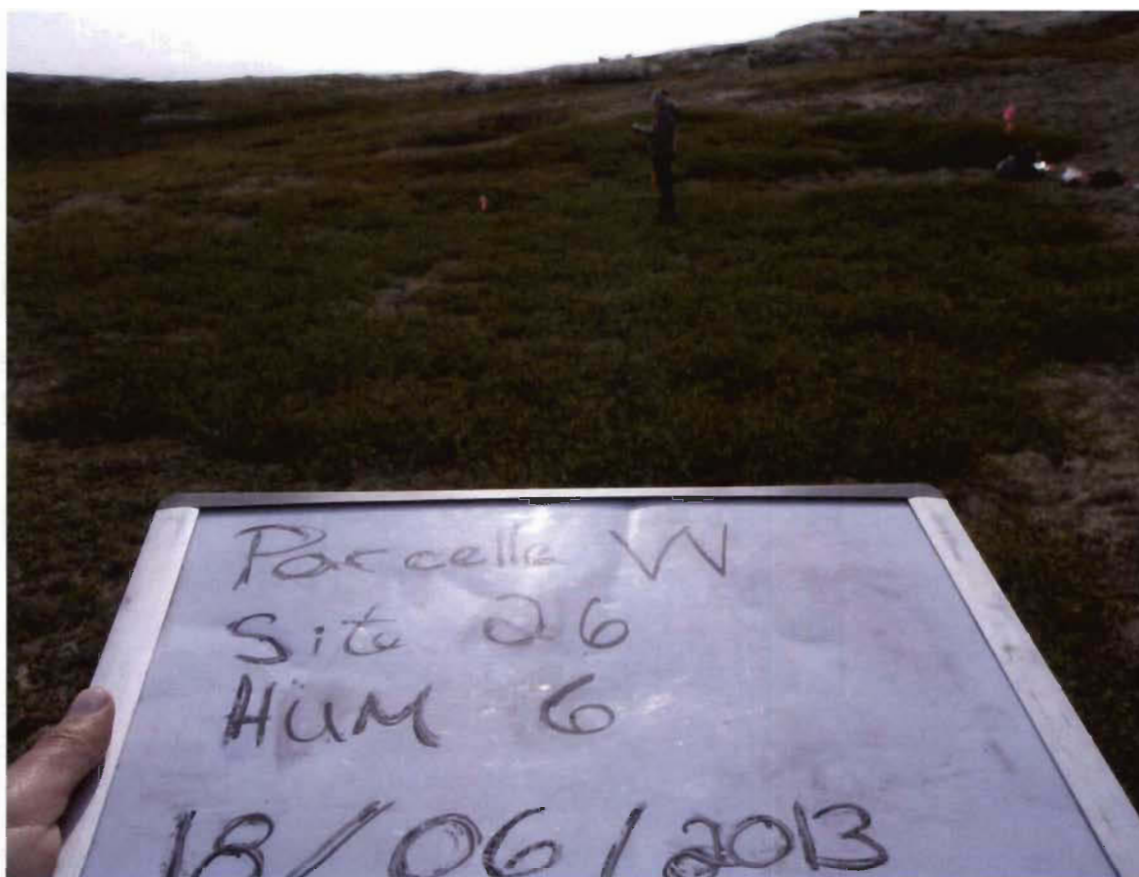


Figure A.25 Image de la végétation du site W dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.26 Image de la végétation du site X dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).



Figure A.27 Image de la végétation du site Y dans la région d'Umiujaq (Nunavik 2013).